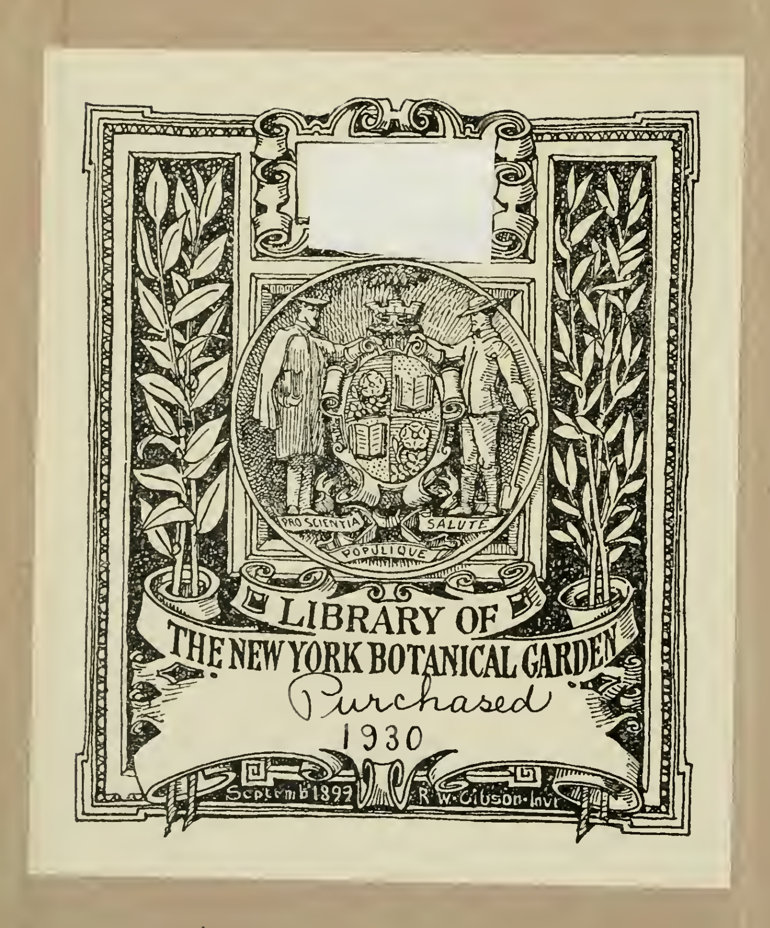



PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Purchased
1930
Septemb 1897
R. W. Gibson. Invt

LE BOTANISTE

Directeur : M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

Professeur de Botanique a la Faculté de Poitiers

CINQUIÈME SÉRIE

1896-1897

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — 18 francs pour l'Etranger

A LA DIRECTION, 34, RUE DE LA CHAINE

POITIERS

ET CHEZ TOUS LES LIBRAIRES

LE BOTANISTE

LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DE POITIERS

CINQUIÈME SÉRIE

1896-1897

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — **18** francs pour l'Etranger

A LA DIRECTION, 34, RUE DE LA CHAINE

POITIERS

ET CHEZ TOUS LES LIBRAIRES

CONTRIBUTION
A L'ÉTUDE DES ACRASIÉES

Par P.-A. DANGEARD

Les Myxomycètes sont encore réunis assez fréquemment aux Champignons : ce rapprochement est basé sur certaines ressemblances externes qui pouvaient paraître justifiées lorsqu'on connaissait moins l'ensemble du développement, alors surtout que la considération du mode de nutrition était complètement négligée.

Ainsi, on comparait volontiers la fructification des Myxomycètes endosporés à celle des Gastromycètes, celle des Acrasiées aux sporanges des Mucorinées ; la formation des spores chez les Myxomycètes exosporés aurait rappelé le type soit des *Hydnes (Ceratium hydnoïdes)*, soit des Polypores (*Ceratium porioïdes*).

Zopf sépare nettement les Myxomycètes des champignons et il admet seulement des relations morphologiques étroites entre les représentants les plus inférieurs des deux groupes ; il préfère l'expression de « Mycétozoaires » due à de Bary à celle de «Myxomycètes», parce qu'elle exprime clairement les affinités de ces êtres qui sont intermédiaires par leurs caractères entre les plantes et les animaux ; il donne même une plus grande exten-

sion à ce groupe en y faisant rentrer les Monadinées (1).

Il est préférable, pensons-nous, de conserver aux Myxomycètes leurs anciennes limites ; les Monadinées, comme nous avons eu l'occasion de le montrer ailleurs, sont de véritables animaux au même titre que les Rhizopodes et les Flagellés ; il n'en est pas tout à fait de même des Myxomycètes. Chez ces derniers, le mode de nutrition est loin d'être bien connu : il semble que leur nutrition rappelle à la fois d'une part celle qui appartient aux végétaux, c'est-à-dire la nutrition superficielle, et d'autre part, celle qui caractérise la nutrition animale.

Lister, qui a étudié l'ingestion de subtances solides à l'intérieur des myxamibes (2), s'exprime de la manière suivante à ce sujet (3) :

« Si des bactéries sont dans une culture de myxamibes sous le microscope, on les voit entourées par les pseudopodes et introduites dans le corps à l'intérieur d'une *vacuole digestive ;* plusieurs bactéries peuvent à leur tour être portées dans la même chambre, ou bien encore les nouvelles captures sont logées dans une ou plusieurs vacuoles supplémentaires. La formation des pseudopodes cesse généralement après cette ingestion... ; au bout d'une heure ou deux, les bactéries sont *assimilées* et les vacuoles digestives disparaissent. Des algues unicellulaires ou des substances inorganiques peuvent être également ingérées et elles sont abandonnées après quelque temps ; l'entrée et la sortie des ingesta ont lieu seulement à la partie postérieure du corps. De Bary a admis que les myxamibes tirent leur nourriture seulement de matières nutritives en solution, et il peut se faire en effet que la nutrition ait lieu

(1) Zopf : *Die Pilzthiere oder Schleimpilze* (Handbuch der Botanik de Schenk).

(2) Lister : *On the ingestion of food material by the swarm-cells of Mycetozoa* (Linn. soc. Journ. Bot. 1889, vol. XXV, p. 435).

(3) Lister : *A Monograph of the Mycetozoa*, p. 4, London, 1894.

pour une part de cette façon, mais si l'on considère le grand nombre d'espèces appartenant à différents genres qui ont été vues capturant activement des bactéries, on ne peut douter qu'il n'y ait dans ces phénomènes une contribution importante à leur nourriture. »

Ces caractères de la nutrition pourraient peut-être permettre d'expliquer les caractères mixtes que nous rencontrons chez les Myxomycètes ; il y aurait eu là un essai analogue à celui qui nous est offert par les Péridiniens dont les formes incolores absorbent des aliments solides et les digèrent à l'intérieur de leur protoplasma (1), alors que les espèces colorées ont perdu ce mode de nutrition et ont acquis des caractères végétaux : chez les Myxomycètes, l'essai aurait été moins complet ; nous ignorons même dans quelle mesure la nutrition végétale se trouve mélangée à la nutrition animale dans l'ensemble des espèces.

La découverte d'un nouveau genre appartenant à la famille des Acrasiées nous montrera du moins avec évidence l'origine animale de ces êtres ; ce genre vient combler une lacune en permettant de relier directement les Acrasiées avec les Rhizopodes amœbiformes ; ses caractères sont tels que l'on pourrait hésiter sur sa place dans l'un ou l'autre groupe ; à un certain moment, c'est une amibe de grande taille que rien ne permet de différencier des espèces comprises dans le genre *Amœba* (fig. 1) ; ce n'est que par l'ensemble de son développement et surtout par les ressemblances qu'elle présente avec les *Copromyxa* que l'on est autorisé à la ranger parmi les Acrasiées.

Cet organisme a été rencontré sur de vieilles cultures de crottin de cheval : ces cultures avaient passé par de nombreuses alternatives de sécheresse et d'humidité ;

(1) P.-A. Dangeard : *La nutrition animale des Péridiniens*. (Le Botaniste, 3e série, 1er fascicule.)

elles avaient été en effet laissées à l'air libre et de temps en temps seulement on les arrosait plus ou moins abondamment. C'est dans ces conditions que se formèrent sur

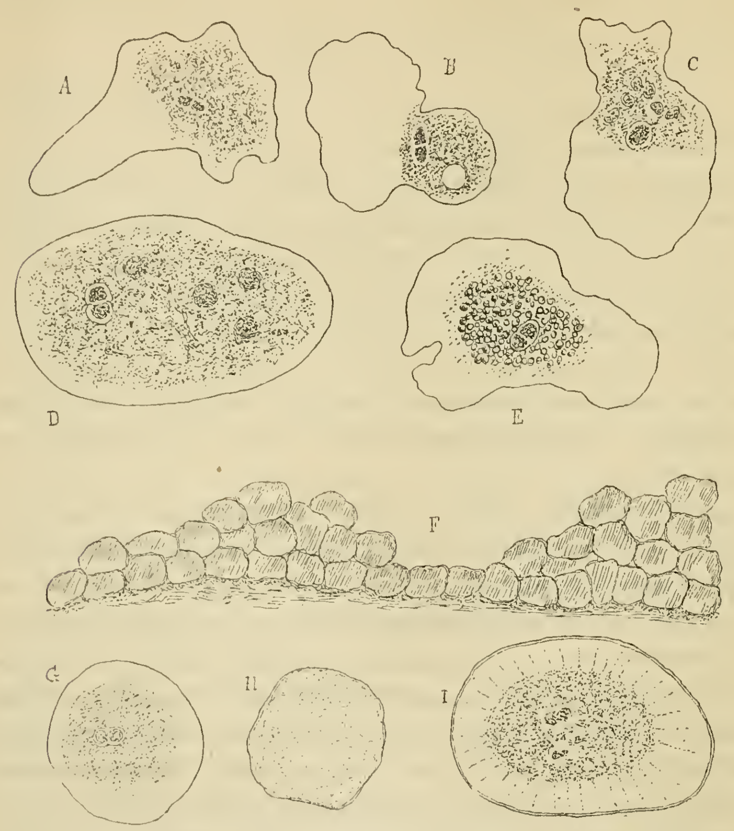


Fig. 1. — *Sappinia pedata.* Les myxamibes et la formation des spores.

plusieurs d'entre elles des taches blanches laiteuses visibles à l'œil nu.

Ces taches, examinées au microscope, se montrèrent formées par la réunion d'un grand nombre d'individus placés les uns sur les autres ; il ne peut être question d'y voir des plasmodes ordinaires, car il n'existe aucune fusion des divers protoplasmes ; on est conduit à com-

parer ces masses laiteuses au plasmode agrégé des Acrasiées qui vivent dans le même milieu. Les différences sont cependant suffisantes pour empêcher une assimilation complète ; chez les Acrasiées actuellement connues, les myxamibes conservent bien leur individualité dans le plasmode agrégé ; mais ces plasmodes constituent néanmoins un ensemble dans lequel chacune des parties constituantes va concourir à un même but : la formation de l'appareil sporifère ; ici nous verrons que l'appareil sporifère ne montre aucune différenciation.

Lorsqu'on vient à placer ces masses dans l'eau, les amibes deviennent libres ; elles se déplacent lentement en changeant de forme (fig. 1, A, B, C) ; on voit d'un côté se former un large lobe incolore dans lequel passe ensuite le protoplasma ; ce dernier est souvent finement granuleux, presque homogène : mais, dans certains individus, on trouve, disséminés dans le protoplasma, des globules ou des granules qui sont en rapport avec la nutrition ; leur grosseur et leur nombre sont variables (fig. 1, D) ; on peut également, comme nous le verrons plus loin, y rencontrer des bactéries isolées ou réunies en colonies compactes (fig. 1, E).

Ces myxamibes rappellent beaucoup ceux qui appartiennent au *Copromyxa protea* (1); comme ces dernières ils ressemblent à l'*amœba limax* ; ils possèdent une vacuole contractile, quelquefois deux.

Quelques individus atteignent une taille trois ou quatre fois supérieure à la grosseur moyenne : ils peuvent cependant ne renfermer qu'un seul noyau.

Il y a fréquemment pénétration de bactéries à l'intérieur du corps, comme chez les autres myxomycètes ; mais nous verrons qu'au moins dans certains cas, ces

(1) Fayod : *Beitrag zur Kenntnis niederer Myxomyceten* (Bot. Zeit., 1883, n° 11).

bactéries ne servent point à la nutrition ; elles se développent en parasites et arrivent à produire la mort des myxamibes.

La multiplication des myxamibes se fait par division (fig. 3, D) ; mais nous n'avons pu suivre les détails du phénomène.

Laissés à eux-mêmes, les myxamibes réunis en plasmode aggrégé passent à l'état de repos et se transforment en spores ; déjà, dans le *Copromyxa protea*, toutes les myxamibes deviennent des spores ; il n'existe aucune distinction en pédicelle et sporange ; mais l'appareil sporifère prend une forme déterminée ; ici, les spores forment des amas irréguliers, de grosseur très variable, disséminés, sans caractère défini, à la surface du milieu de culture ; en un mot, il n'y a plus de véritable appareil sporifère. Nous touchons presque aux véritables amibes ; chez ces dernières, le stade de repos se produit isolément pour chaque individu ; ici il y a tendance des myxamibes à se réunir en plasmodes agrégés, en amas, en traînées, et c'est alors qu'a lieu, à peu près en même temps, pour tous les éléments, le passage à l'état de repos.

A ce moment chaque cellule a une forme arrondie ou polyédrique (fig. 1, H) ; la membrane est légèrement ridée ; le contenu est finement granuleux, et on aperçoit assez facilement un gros noyau nucléolé ; toutes ces spores sont placées les unes à côté des autres ; elles ne contractent entre elles aucune adhérence, et il suffit de porter dans l'eau une des masses sporifères, pour voir tous les éléments se séparer immédiatement.

Cette espèce présente dans le reste de son développement une particularité bien intéressante et que nous n'avons vue signalée chez aucun myxomycète.

Certaines amibes se placent perpendiculairement au support et s'étirent en formant un pédicelle souvent très long ; elles prennent ainsi l'apparence d'une poire encore

fixée au rameau (fig. 2, A). Cet aspect rappelle tout à fait celui que prend le *Bursulla crystallina* Sorok. au moment de la formation du sporange (1); le reste du développement ne confirme point les rapprochements que l'on pour-

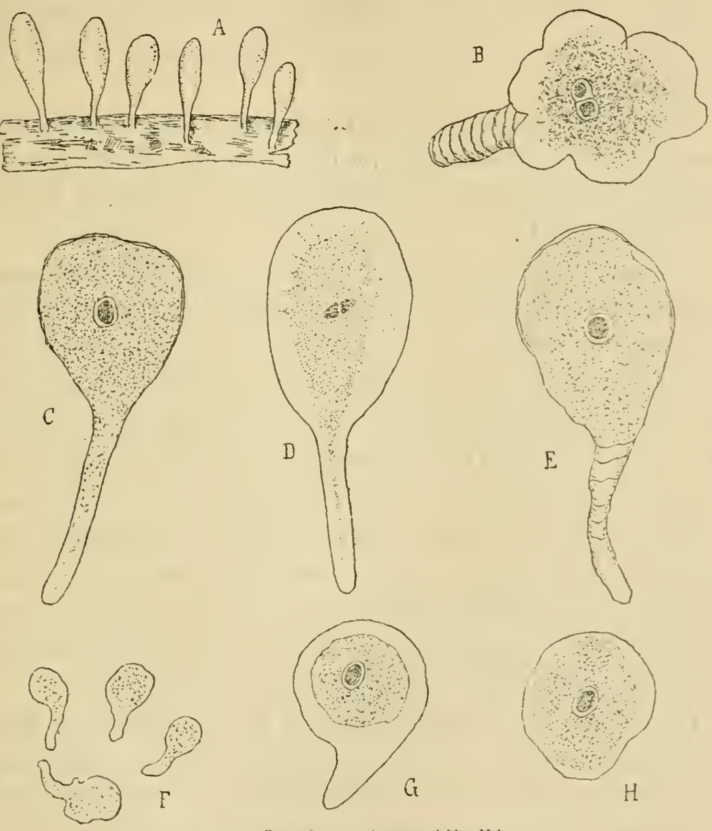


FIG. 2. — Les formations pédicellées

rait être tenté de faire. Dans le *Bursulla crystallina*, les formations pédicellées donnent naissance à huit myxamibes qui peuvent se réunir en plasmodes par deux ou davantage, tandis que, dans notre genre, elles ne paraissent avoir aucun rapport avec la fructification.

(1) Sorokin *Bursulla crystallina* (Ann. Sc. natur., Bot., 6e série, III, 1876).

La longueur des pédicelles peut atteindre deux fois la dimension du corps ; le plus souvent elle est à peu près égale à cette dernière ; le protoplasma se continue dans le pédicelle; d'autres fois cependant, ce pédicelle semble réduit à la couche membraneuse; lorsqu'il est fortement contracté, il prend l'apparence d'une vis de pressoir (fig. 2, B, C, D, E).

Transportées dans l'eau, ces formations reviennent plus ou moins rapidement à la forme d'une amibe ordinaire semblable à celles qui proviennent des masses laiteuses (fig. 2, F, G, H).

L'étude du noyau dans cette espèce est fort intéressante, et nous nous sommes assuré que, contrairement à la règle générale, il n'y avait pas avantage sensible à procéder à une fixation préalable ; on l'aperçoit déjà nettement sur le vivant sans l'aide d'aucun réactif. La méthode qui nous a fourni les meilleurs résultats est celle-ci : après avoir transporté les amibes dans l'eau de la préparation, on fait passer sous la lamelle une goutte d'hématoxyline de Böhmer et on arrive ainsi facilement à observer les divers aspects du noyau ; il va sans dire que nous avons contrôlé ensuite cet examen au moyen d'échantillons fixés et colorés par les méthodes ordinaires.

Le noyau est assez rarement à l'état de repos : il comprend alors une membrane nucléaire à double contour très nette et une masse chromatique arrondie séparée de la membrane par un petit espace incolore (fig. 3, A).

Le plus souvent, le noyau est en division : il a pris la forme ellipsoïdale : la masse chromatique s'est simplement séparée en deux moitiés entre lesquelles une cloison mince se forme (fig. 3, B, C, F) ; cette cloison se dédouble lorsque les deux nouveaux noyaux s'éloignent l'un de l'autre (fig. 3, D, L) ; quelquefois, mais cela n'a rien de général, chaque masse chromatique présente au centre une petite vacuole.

Cette structure et ce mode de division rappellent de près ce qui a été vu par Brass dans le *Pseudosporidium Brassianum* (1).

L'interprétation n'est pas sans soulever quelques difficultés.



FIG. 3. — Structure et division du noyau.

On pourrait voir, dans la masse chromatique unique, l'analogue d'un nucléole qui serait séparé par du suc nucléaire de la membrane du noyau : l'absence de toute trace de chromatine dans la zone incolore et le peu d'épais-

(1) Consulter Zopf, *Die Pilzthiere oder Schlemipilze* (Handbuch der Botanik de Schenk, T. 3, 2ᵉ partie, p. 18-19).

seur de cette dernière ne sont pas de nature à appuyer cette opinion.

Une autre beaucoup plus plausible consisterait à admettre que la masse chromatique correspond à un seul chromosome ; mais là encore, nous ne pouvons identifier complètement ce chromosome aux filaments chromatiques ordinaires.

Enfin, comme les noyaux sont le plus souvent en division, on pourrait être amené à croire que ces amibes possèdent normalement des doubles noyaux ; l'existence de noyaux ordinaires suffit à faire écarter cette idée.

Certaines amibes possèdent deux de ces noyaux doubles : ils peuvent être au contact, les axes étant parallèles (fig. 3, H) ; ou éloignés l'un de l'autre et placés d'une manière quelconque (fig. 3, G) ; il est probable que cette structure est en rapport avec la reproduction ; mais nous n'avons pu éclaircir ce point qui devra attirer particulièrement l'attention de ceux qui auront l'occasion d'étudier à nouveau cette espèce.

Dans l'expérience précédente, l'eau entre peu à peu en grande quantité dans le corps de l'amibe ; la membrane se distend considérablement et se colore ; le protoplasma reste incolore et il se contracte, laissant voir autour de lui des filaments rayonnants qui paraissent provenir d'une sorte de filtration (fig. 1, I, et fig. 2, D). Ces filaments sont analogues à ceux qui se produisent lorsqu'on fait agir l'acide acétique, par exemple, sur un *Cryptomonas* (1) ; seulement, chez ces derniers, ils se forment en dehors de la membrane.

Les kystes sont pédicellés : pour l'enkystement, une amibe se dresse perpendiculairement au support sur un pédicelle dont la longueur est variable ; le protoplasma

(1) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des organismes inférieurs.* (Le Botaniste, 2e série, p. 52.)

se condense et s'entoure d'une coque à deux membranes : l'exospore est colorée en brun et l'endospore reste incolore (fig. 4, G, H, I, J). Les réactifs ne pénètrent pas à l'intérieur de ces kystes et il nous a été impossible d'étu-

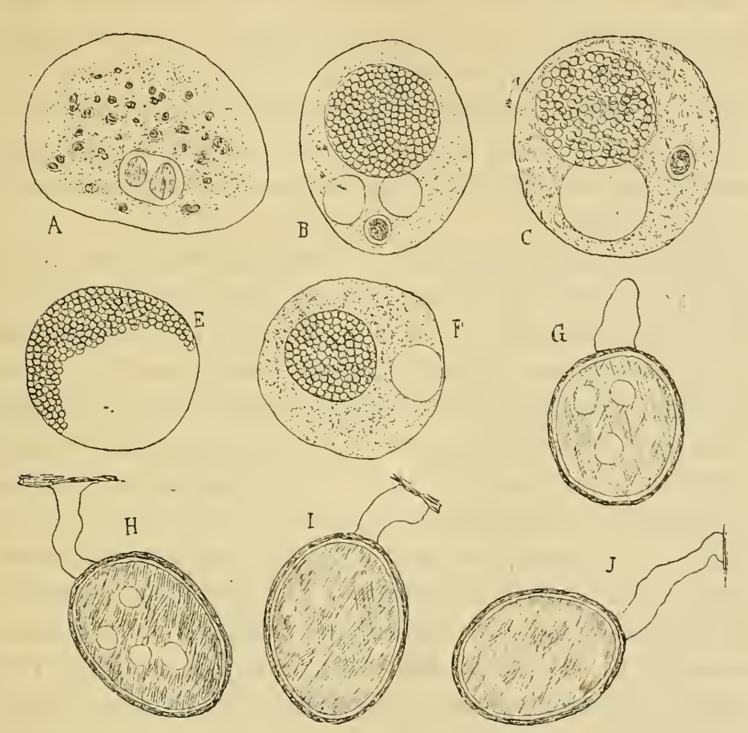


FIG. 4. — *A*, *B*, *C*, *D*, *E*, *F*. Germes endogènes ; *G*, *H*, *I*, *J*. Acystes pédicellées de *Sappinia pedata*.

dier leur structure interne ; quant au pédicelle, il n'existe à son intérieur aucune trace de protoplasma.

Dans le cours de cette étude, j'ai rencontré certaines amibes qui renfermaient des germes endogènes ; ces germes endogènes, de forme sphérique, étaient composés d'une quantité considérable de petits corpuscules arrondis (fig. 4, B, C, F).

Je me suis assuré d'abord que ces germes étaient des

parasites du protoplasma, le noyau de l'ambie restant visible jusqu'à la fin sur le côté (fig. 4, B, C); il ne semble pas modifié dans sa structure d'une façon sensible.

Le plus souvent immobiles, ces petits corpuscules montrent quelquefois, à l'intérieur du germe endogène, des mouvements très violents en déterminant un courant principal et quelques courants secondaires : ils tourbillonnent ainsi pendant longtemps (fig. 4, C); on pourrait être conduit par là à considérer ces germes endogènes comme des sporanges, et les corpuscules mobiles comme des zoospores.

Nous avons été cependant conduit à une autre conclusion : en essayant de suivre le développement de ces germes, nous nous sommes aperçu que l'organisme était progressivement envahi par des bactéries (fig. 4, A); pour les apercevoir nettement, il suffit de les colorer par l'une des méthodes usitées en bactériologie, par le réactif d'Erlich par exemple; leur nombre augmente dans des proportions considérables et on les voit pressées les unes contre les autres; ces masses plus ou moins étendues ne sont point encore compactes, les éléments bactériens glissent les uns sur les autres pendant la progression du corps et suivent le courant protoplasmique (fig. 1, E); plus tard ces germes sont régulièrement sphériques, à contour net: la même amibe peut en renfermer plusieurs; ces germes sont mis en liberté, lorsque l'organisme qui les contient est épuisé et se désagrège (fig. 4, E). La bactérie qui produit ces formations parasitaires est un *micrococcus* : il ne paraît pas différer de l'espèce qui se développe abondamment en même temps que l'amibe sur le crottin de cheval.

Nous devons maintenant examiner quelle est la place de cet organisme amœbien dans la classification.

Ses caractères le rapprochent à la fois des Myxomycètes et des Rhizopodes; il existe précisément chez les Myxo-

mycètes un groupe, celui des Acrasiées, qui établit le passage aux Rhizopodes.

Dans les Acrasiées, étudiées par Cienkowski, Fayod, Van Tieghem et Brefeld, il n'y a pas de stade zoospore comme dans les Myxomycètes proprement dits ; la spore donne naissance à une amibe qui se divise un grand nombre de fois : les myxamibes se réunissent ensuite en différents points pour constituer autant de pseudoplasmodes ou plasmodes agrégés ; dans ces plasmodes, chaque individu conserve son individualité ; il n'y a aucune fusion des éléments en présence.

La fructification commence aussitôt ; une certaine partie des amibes se superpose en file, de façon variable selon les genres, pour constituer le pédicelle de l'appareil sporifère ; les autres se portent au sommet du pédicelle et s'y transforment directement en spores : ces spores sont simplement maintenues ensemble par une substance gélatineuse.

Dans le *Copromyxa protea*, le pédicelle manque et tous les myxamibes se transforment en spores ; c'est évidemment cette espèce qui se rapproche le plus de celle que nous venons de décrire ; cette dernière en diffère surtout par la présence de ces individus pédicellés de forme si caractéristique et aussi par le mode de formation des kystes ; dans le *Copromyxa*, le protoplasma des kystes s'entoure d'une première membrane épaisse de couleur jaune brun ; il peut se contracter et s'entourer d'une seconde membrane et même d'une troisième ; dans notre espèce, les kystes sont pédicellés et le protoplasma entouré directement par l'endospore incolore et l'exospore lisse, de couleur jaune brun.

L'appareil sporifère est encore moins différencié que chez les *Copromyxa* où déjà cependant les caractères sont si primitifs ; sans doute, doit-on voir dans notre espèce un genre établissant le passage aux Rhizopodes. Nous

proposons de le désigner sous le nom de *Sappinia* (1), l'espèce pourra porter le nom de *Sappinia pedata*.

Dans ces Acrasiées, surtout dans ces deux genres *Copromyxa* et *Sappinia*, le caractère animal est très prononcé : la nutrition s'y fait par ingestion d'aliments solides ; les myxamibes ressemblent aux formes de l'*amœba limax* : l'absence d'un pédicelle à l'appareil sporifère enlève à l'ensemble du développement tout ce qui pourrait être considéré comme un indice d'organisation de nature végétale ; les Acrasiées sont un rameau détaché des Rhizopodes au niveau des *Amœba* et genres voisins ; les représentants actuellement connus vivent tous presque sans exception sur des excréments animaux. Il y aurait lieu de rechercher, maintenant que nous connaissons mieux les caractères de la fécondation, dans les organismes inférieurs, si les kystes ne sont point en réalité des formations sexuelles.

En terminant cette étude, il est bon d'appeler l'attention à un point de vue général :

1° Sur la nature des germes endogènes ;

2° Sur le mode de division du noyau.

Nature des germes endogènes.

La description donnée dans ce travail d'une nouvelle espèce de germes endogènes de nature microbienne appelle à nouveau l'attention sur ces formations.

Depuis le moment où nous avons créé le genre *Sphærita* pour les germes endogènes des Euglènes et des Rhizopodes, la question a pris un développement inattendu.

Dans un mémoire récent (2), l'organisation et la struc-

(1) Genre dédié à notre préparateur M. Sappin-Trouffy, auteur de travaux remarquables en mycologie.

(2) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma.* (Le Botaniste, 4e série, 6e fascicule.)

ture du *Sphærita endogena* des Euglènes ont été l'objet d'une attention spéciale; ce parasite est, à tous les moments de son existence, indépendant du noyau de l'hôte : c'est un parasite du protoplasma.

D'autre part, dans ce même mémoire, nous décrivions sous le nom de *Nucleophaga amœbae* des germes endogènes qui se développent exclusivement dans les noyaux; ce sont des parasites nucléaires.

Enfin, nous venons de voir qu'il existe chez une Acrasiée, des germes endogènes dus au développement d'un *Micrococcus;* leur aspect définitif est de nature à induire en erreur et à amener des confusions; on pourrait les prendre pour des sporanges, et cela d'autant plus facilement que les *Micrococcus* qui les composent peuvent, à un certain moment, montrer des mouvements très actifs, ce qui les fait ressembler à des zoospores.

On pourra, dans tous les cas douteux, se faire une opinion en suivant le développement.

Les germes endogènes qui appartiennent aux Chytridiacées, débutent par une vésicule provenant de la zoospore : cette vésicule grossit et se transforme directement en sporange; les germes endogènes de nature microbienne se forment par agglomération de bactéries qui se multiplient par division et s'assemblent en amas sphérique, pouvant englober des restes de protoplasma (fig. 40, C).

Il y aura lieu d'appliquer aux germes endogènes que nous avons signalés autrefois chez les *Nuclearia* et les *Heterophrys* (1), les nouvelles méthodes histologiques : ce sont bien, à coup sûr, des parasites extra-nucléaires; mais peut-être arrivera-t-on à les différencier et à les séparer du *Sphærita endogena* des Euglènes et des Flagellés.

(1) P.-A. Dangeard, *Recherches sur les organismes inférieurs* (Ann. des sciences nat., 7e série, V, 1886).

En résumé, les germes endogènes actuellement connus peuvent être classés de la manière suivante :

- 1° Parasites nucléaires.
  - Formation de sporanges. — *Nucleophaga amœbæ*. Parasite du noyau des amibes.
  - Reproduction par division et bourgeonnement. — *Holospora*. Parasite du noyau et du nucléole des Infusoires. Trois espèces décrites : *H. undulata*, *H. obtusa*, *H. elegans*.
- 2° Parasites extra-nucléaires.
  - Formation de Sporanges. — *Sphærita endogena*. Parasite du protoplasma des Euglènes et de plusieurs genres de Flagellés.
    A étudier plus complètement les germes des *Nuclearia* et des *Heterophrys*.
  - Reproduction par division. — *Micrococcus*. Parasite du protoplasma des *Sappinia* et probablement aussi de certains Rhizopodes.

Tel est, il nous semble, l'état actuel de nos connaissances sur ce sujet (1). On remarquera que les germes endogènes, qu'il s'agisse de parasites nucléaires ou extra-nucléaires, appartiennent à deux groupes : les chytridiacées d'une part, les bactéries ou organismes voisins d'autre part ; le développement très différent dans ces deux groupes permettra toujours une détermination précise.

Mode de division du Noyau.

Ce mode de division que nous venons de décrire est intéressant en ce qu'il ne rentre pas dans le schéma général de la division soit directe, soit indirecte.

Dans la division indirecte, il y a constitution d'un fuseau

(1) Il y a encore les leucocytozoaires de Danilevsky que nous ne connaissons pas suffisamment pour en parler ici.

achromatique, d'origine exclusivement nucléaire d'après les uns, d'origine cytoplasmique selon les autres ; on admet généralement que la membrane nucléaire disparaît ; les chromosomes, en nombre variable avec les espèces, se dédoublent longitudinalement ; une moitié se porte à l'un des pôles du fuseau en suivant les fils chromatiques ; l'autre moitié se rend au pôle opposé ; à chacun de ces pôles, se trouve un centrosome qui se dédouble lui aussi pendant la division : les nucléoles sont résorbés pendant la division et ils disparaissent : les nucléoles des noyaux-filles sont de nouvelle formation.

Ici, la membrane nucléaire persiste pendant la division : il n'existe pas trace de fuseau achromatique ; nous ignorons si le gros corpuscule central représente un chromosome unique ou s'il doit être interprété comme nucléole : ses caractères paraissent plutôt le rapprocher des chromosomes : l'espace qui le sépare de la membrane est très petit, et on n'y voit point de chromatine ; si donc ce gros corpuscule est l'analogue d'un chromosome, il subit une simple division transversale, après quoi, la membrane qui se forme entre ces deux chromosomes se dédouble et les deux noyaux-filles se séparent.

Dans la division directe, en général, il y a division du noyau par étirage, par formation d'un pédicule qui s'amincit et se rompt, comme la chose a lieu dans les cellules lymphatiques d'Axolotl, d'après les observations de Ranvier et d'Arnold, ou encore dans les cellules de la séreuse de l'embryon du Scorpion, d'après les recherches de Johnson ; ou bien le noyau présente en son milieu un étranglement qui amène la séparation des noyaux-filles ; c'est ainsi que se divisent, d'après Strasburger, les noyaux des vieux entrenœuds de *Tradescantia virginica*. Le rôle des nucléoles pendant la division directe ne paraît pas avoir été bien établi jusqu'ici : dans l'intestin des Crustacés, Frenzel a vu la substance chromatique se disposer

radiairement autour du nucléole ; celui-ci ne se divise pas, mais un nouveau nucléole apparait avant la division du noyau. Les chromosomes en général ne sont pas individualisés pendant la division directe ; Borel et Fabre-Domergue ont bien signalé, dans les cellules des tumeurs, des noyaux qui paraissaient se diviser par simple étranglement et qui cependant renfermaient de la chromatine sous forme de filaments indépendants ; Henneguy, qui a examiné leurs préparations, pense qu'il s'agit de divisions indirectes plus ou moins altérées (1).

Dans notre espèce, il n'y a ni étranglement ni étirement du noyau en division ; il s'allonge simplement ; la masse chromatique se sépare en deux parties ; ces deux parties se trouvent ensuite isolées par une cloison médiane ; c'est par dédoublement de cette cloison médiane que chaque noyau-fille complète sa membrane nucléaire. Si le corpuscule central devait être considéré comme nucléole, il faudrait admettre que ces noyaux sont dépourvus de chromosomes ; si on le compare au contraire à un chromosome, nous arrivons à cette conclusion que, dans ces noyaux, les chromosomes conservent leur individualité, ne changent pas de caractère à l'état de repos, et se séparent transversalement pendant la division.

Quelle que soit l'hypothèse adoptée, nous nous trouvons en face d'un mode particulier de division ; il ne constitue pas un cas isolé certainement, et malgré quelques différences de description ou d'interprétation, nous pouvons le reconnaître dans les observations de Brass sur le *Pseudosporidium Brassianum* Zopf (2), de Gruber sur une amibe non déterminée (3).

(1) Nous nous sommes servi, dans ce qui précède et ce qui suit, du lumineux exposé relatif à ces questions, d'Henneguy (Leçons sur la cellule, Paris, 1896).

(2) Consulter Zopf. *Loc. cit.*, p. 19.

(3) Gruber, *Ueber Kerntheilungs vorgange bei einigen Protozoen* (Zeitschr. fur wissench. Zoologie, Bd. 388. fig 13-20, Taf. XIX).

Il se rapproche beaucoup plus de la division directe que de la division indirecte. Existe-t-il un centrosome ? Nous n'avons pas réussi à en voir. Il eût été intéressant d'en rencontrer, car la membrane nucléaire restant à tous moments continue, l'origine de ces corps aurait été résolue.

On admet bien, comme probable, une action plus ou moins directe de la sphère attractive pendant l'amitose : ainsi Flemming, tout en constatant que la sphère attractive et son centrosome ne se dédoublent pas pendant la division directe du noyau, dans les leucocytes de Salamandre, admet cependant une influence de cette sphère, parce qu'elle est toujours placée vis-à-vis de la ligne de séparation des deux moitiés du noyau, et Meves a vu dans les spermatogonies de la salamandre une sphère attractive entourant le noyau au niveau de l'étranglement, se rétrécir et s'épaissir à mesure que le pédicule s'amincit.

On ne s'explique guère le rôle que pourrait jouer une sphère attractive chez le *Sappinia* , avec le mode de division qui y existe ; ce sont de nouvelles raisons qui viennent s'ajouter aux autres pour appeler l'attention sur ce mode de division.

La division du noyau a dû suivre, comme tous les organes, une évolution : on devrait pouvoir découvrir des traces de la division telle qu'elle s'effectuait primitivement; peut-être même, puisque l'on retrouve bien actuellement des organismes primitifs, existe-t-elle avec ses anciens caractères. S'il en est ainsi, il serait naturel de penser que, dans les Amibes, dans les Acrasiées inférieures, nous nous trouvons en présence de ce mode de division. Pourquoi n'y aurait-il pas dans les organismes inférieurs, plantes et animaux, tous les chaînons qui permettent de relier ce mode de division primitif aux diverses modifications de la division directe et de la divisions indirecte ?

C'est peut-être par là que l'on pourra arriver à résoudre les nombreux points controversés qui se rencontrent à chaque pas dans l'étude du noyau ; et qui sait les surprises qu'une telle étude réserve ?

Nota. — La plupart des grossissements sont compris entre 900 et 1000.

NOTE SUR UNE NOUVELLE ESPÈCE

DE CHYTRIDINÉE

Par P.-A. DANGEARD

L'intérêt offert par cette espèce ne réside pas tant en ce qu'elle est nouvelle, que dans le fait que son association avec les filaments d'un *Pythium* pourrait faire croire à un organisme autonome ; bien que nous soyons familiarisé depuis longtemps déjà avec les diverses formes de Chytridinées, nous avons cru pendant quelque temps avoir affaire à une espèce voisine des *Monoblepharis*.

Elle a été recueillie à Poitiers même, dans un ruisseau qui s'écoule dans le Clain, tout près d'un lavoir très fréquenté : on sait que ce voisinage des lavoirs est très favorable au développement du *Leptomitus lacteus* : en récoltant la mousse blanche qui recouvrait abondamment les pierres du ruisseau, nous pensions avoir affaire à ce dernier. Il n'en était rien : les filaments ne présentaient aucun étranglement ; de plus, on n'y voyait aucun organe de fructification ; il était, dans ces conditions, impossible de les déterminer, et nous y renonçâmes provisoirement, les laissant en observation au laboratoire sous un mince filet d'eau.

Au bout de quelques jours, un certain nombre de fila-

ments portaient à leur extrémité un renflement sphérique qui paraissait leur appartenir en propre ; ces renflements n'étaient autre chose que des sporanges ; ils passent par les mêmes phases de développement que ceux des autres chytridinées et donnent naissance à une cinquantaine ou à une centaine de zoospores (fig. 1, A, B, C, D, E, F) ; avant la division du protoplasma en zoospores, on aperçoit déjà, à la surface du sporange, une papille incolore dont la position n'est pas fixe ; elle peut occuper l'extrémité terminale, exactement dans le prolongement de l'axe ; d'autres fois, elle est placée latéralement, ou bien encore elle se trouve tout près de l'insertion du sporange sur l'axe (fig. 1, G, H, J).

Les sporanges eux-mêmes n'occupent pas toujours l'extrémité des filaments ; ils sont parfois intercalaires (fig. 1, L, M, R), et cette dernière situation surtout est de nature à entretenir l'illusion d'un organisme autonome ; nous allons voir tout à l'heure l'explication, bien simple cependant, de cette position.

Les zoospores sortent du sporange par la papille (fig. 1, E, F) ; elles sont de forme ovale ou elliptique ; elles s'arrêtent de temps en temps, se retournent brusquement et filent en ligne droite, le flagellum traîné à l'arrière ; les zoospores qui restent dans le sporange s'agitent souvent longtemps d'un mouvement vif et saccadé avant de pouvoir sortir à leur tour.

Le protoplasma qui constitue les zoospores est hyalin, homogène : nous n'y avons point vu le gros globule réfringent que l'on rencontre dans beaucoup d'espèces de chytridinées, mais seulement quelquefois un ou deux petits globules brillants.

Ces zoospores, après un certain temps d'activité, se fixent sur les filaments (fig. 1, K) : si l'on en juge d'après l'ensemble de nos cultures, ce sont celles qui se fixent à l'extrémité des filaments qui ont le plus de chances de

pouvoir se développer normalement en nouveaux sporanges. Quelques-unes cependant, parmi celles qui se

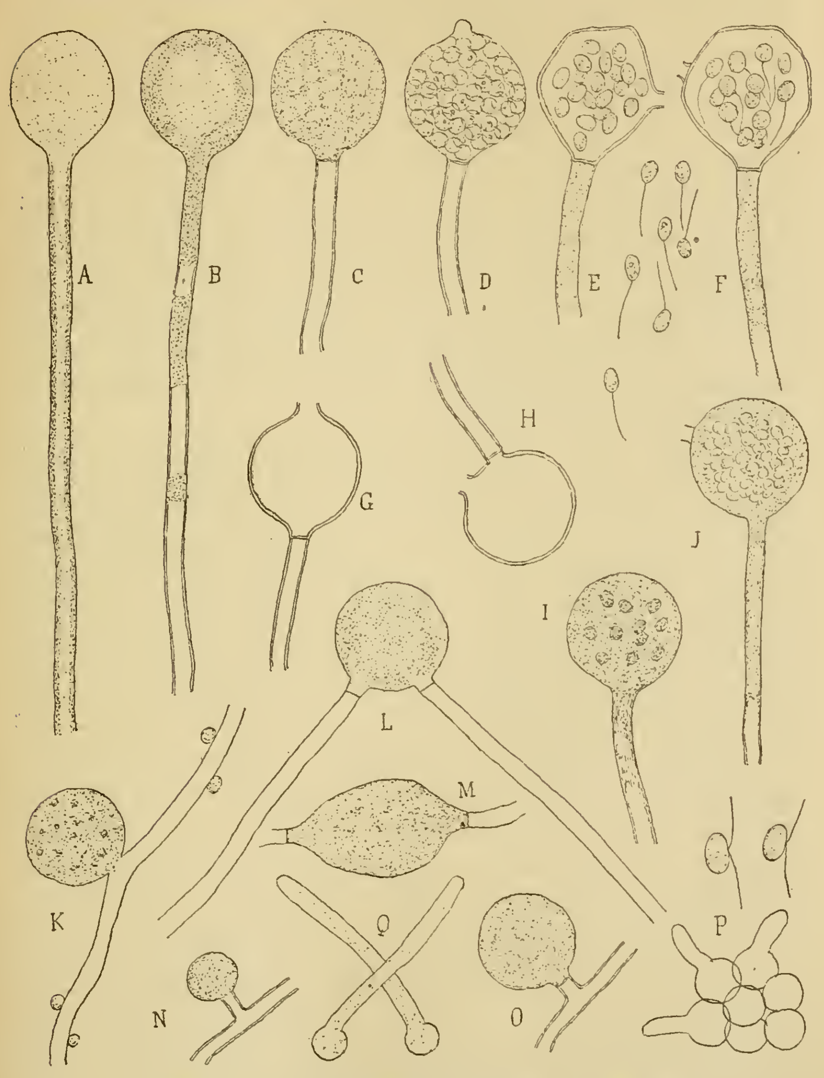


FIG. 1. — Divers états du développement du *Chytridium simulans*, sp. nov. Grossissement : 900

fixent le long des tubes mycéliens, réussissent à vivre : elles donnent naissance aux sporanges intercalaires,

beaucoup moins nombreux que les sporanges terminaux.

Les sporanges renferment plusieurs noyaux (fig. 1, 1) ; leur nombre augmente par la suite.

Ce n'est qu'en suivant ainsi le développement direct des zoospores en nouveaux sporanges que l'on peut arriver à distinguer le parasitisme chez cette espèce ; l'idée première est que ce sont les filaments qui fournissent les sporanges ; tout contribue à entretenir cette erreur : non seulement la membrane des sporanges paraît être la continuation de la membrane des tubes, mais, de plus, on voit le protoplasme de ces tubes mycéliens s'amasser peu à peu dans les sporanges qui grossissent : cela nous amène à parler du mode de nutrition chez ce parasite et à ouvrir une parenthèse.

Lorsque nous avons décrit le développement du *Chytridium subangulosum* A. Br., nous avons signalé l'existence, à la base du sporange, d'un filament nourricier non ramifié, souvent très long, qui occupe l'axe du filament de l'algue ; l'existence de ce filament nourricier est facile dans ce cas particulier à reconnaître, à cause de la couleur de l'algue différente de celle du champignon. C'est par erreur que Fisch, à propos de cette espèce, dit : « intramaticales Mycel nicht beobachtet » ; ajoutant en remarque : « Dangeard beschreibt für diese Form ein langes, unverzweigtes, sehr Kraftiges, intramaticales Mycel ; er beobachtete sie auf *Lyngbia aestuarii*. Eine sorgfaltiger Vergleich seiner Abbildung auf Taf. XIII. Fig. 5 und einer seiner spateren Abbildungen (*Le Botaniste*, II. Taf. IV, 27) zeigt dass Dangeard seine spatere *Resticularia nodosa* fur das intramaticale Mycel des *Ch. subangulosum* ansah. Die Frage nach dem Mycel dieser species ist deshalb noch ungelost » (1).

En réalité, rien n'est mieux établi que l'existence d'un

(1) Fisch. Phycomycetes (Dr L. Rabenhorst's *Kryptogamen-Flora*, 2e édition, vol. I, 4e partie, p. 91-92).

filament radiculaire à la base du sporange : nous avons pu voir la zoospore germer, émettre un prolongement qui descend dans l'axe du *Lyngbia* ou de l'Oscillaire souvent sur une grande longueur ; on peut également voir avec la plus grande netteté le protoplasma de ce filament nourricier s'accumuler dans le sporange.

J'insiste à dessein sur ce point, non pas tant pour rectifier une erreur que pour établir une comparaison avec le parasite que nous étudions dans cette note ; il est très voisin du *Chytridium subangulosum* comme organisation et comme développement ; nous sommes autorisé à penser que la nutrition s'y fait de la même façon ; il est très difficile d'en donner la démonstration directe ; le protoplasma de l'hôte et celui du parasite se ressemblent trop pour qu'il soit facile de les différencier.

Nous avons été assez longtemps sans nous rendre compte de la véritable nature de l'hôte attaqué par ce parasite ; nous avons fini par le rapporter au genre *Pythium*, sans pouvoir d'ailleurs le déterminer spécifiquement ; les zoospores, comme dans ce genre, sont réniformes ; elles ont deux flagellums insérés latéralement et dirigés l'un en avant, l'autre en arrière ; la germination rappelle tout à fait celle que nous avons eu maintes fois l'occasion d'observer dans plusieurs espèces de *Pythium* (fig. 1, P, 2).

On voit quelquefois au centre des filaments une sorte de canal axile incolore qui part de la base du sporange du parasite (fig. 1, A) ; il représente sans doute un prolongement radiciforme identique à celui du *Chyridium subangulosum* ; le plus souvent, le protoplasma remplit le tube tout entier, empêchant de faire une séparation nette entre le parasite et son hôte : on se trouve alors dans le cas du *Chytridium subangulosum* lorsqu'il vit sur des oscillaires à faible diamètre ; son prolongement radiciforme remplit toute la cavité du tube.

L'espèce que nous venons de décrire est nouvelle : elle doit prendre place à côté du *Chytridium subangulosum* A. Br. et nous proposons de la désigner sous le nom de *Chytridium simulans*, sp. nov.

LA REPRODUCTION SEXUELLE

DANS LE

SPHÆROTHECA CASTAGNEI

Par P.-A. DANGEARD

Nous avons établi que chez les Ascomycètes chaque asque se produisait à la suite d'une fécondation préalable qui a lieu entre deux noyaux sexuels (1) : nous avons été guidé dans cette découverte par les analogies qui existent entre la *baside* et *l'asque*, que nous avons fait ressortir à diverses reprises.

La reproduction sexuelle des Ascomycètes se trouvait ainsi établie en conformité complète avec la reproduction sexuelle des autres champignons supérieurs.

La fusion des deux noyaux de l'asque a été reconnue par Harper dans *Peziza Stevensonia* Ell. et *Ascobolus furfuraceus* Pers (2) ; elle a éte vue également par le même auteur dans le *Sphærotheca Castagnei* (3) ; nos observations

(1) P-.A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, 4e série, 1er et 2e fasc., 1894).

(2) Harper : *Beitrag zur Kerntheilung und sporenbildung im Ascus* (Berichte der deut. Botan. Gesellschalt, février 1896).

(3) Harper : *Die Entwickelung des Peritheciums bei* Sphaerotheca Castagnei *Lev.* (Berichte der deut. Bot. Gesellsch., janvier 1896).

se trouvent donc pleinement confirmées ; mais, dans son travail sur le *Sphærotheca*, Harper engage à nouveau la question de la sexualité des Ascomycètes dans une direction que nous jugeons inacceptable.

En effet, outre la fusion des deux noyaux de l'asque, Harper en signale une autre qui la précéderait et qui s'effectuerait entre un noyau venant de l'anthéridie et le noyau de l'oogone ; nous reviendrions ainsi aux anciennes idées de de Bary, et nous serions conduit, en généralisant, à admettre qu'une fusion semblable précède la formation du périthèce chez tous les Ascomycètes.

Si nous nous trouvions en face d'une observation précise et étendue à plusieurs espèces, il faudrait s'incliner et chercher la véritable interprétation des faits : en ce qui concerne nos recherches sur la sexualité des champignons, nous avons pour chaque groupe étudié un grand nombre d'espèces et de genres, et du commencement à la fin, des Ustilaginées aux Basidiomycètes, en passant par les Ascomycètes et Protobasidiomycètes, tout s'enchaîne, tout concorde, et cela si bien qu'un des premiers adversaires de notre théorie, et non l'un des moindres, vient de s'y rallier tout récemment, ainsi qu'en témoigne un travail qu'il a eu la grande obligeance de nous faire parvenir (1). Harper, à l'appui de l'existence de la première fusion qu'il admet, n'apporte rien de positif ; on pourrait même dire qu'il fournit lui-même les preuves que cette fusion n'existe pas. En effet, il constate que le noyau de l'œuf est le plus souvent beaucoup plus gros que les noyaux végétatifs, alors que le noyau de l'anthéridie est au contraire plus petit (2) ; ce dernier noyau, d'après les

(1) Raciborski : *Ueber den Einfluss ausserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise des Basidiobolus ranarum.*

(2) « Der Eikern ist jetzt meistens grosser wie die gewohnlichen vegetativen Kerne, wahrend der antheridium Kern kleiner ist. » Harper. Die Entwick., Loc. cit. p. 478.

figures 3, 4, 5, 6, Pl. XXXIX, est au moins trois fois plus petit que le noyau de l'œuf ; or les deux seules figures peu démonstratives qui représentent la prétendue fusion de ces noyaux les montrent avec un *diamètre égal* (fig. 7-8) ; d'une part, le noyau anthéridien serait devenu brusquement au moins *trois fois plus gros*; d'autre part, le noyau de l'œuf aurait subi une *réduction* de volume très sensible (comparer les fig. 3, 4, 5, 6, 7, 8) ; l'auteur a dû être frappé lui-même de ces anomalies, et il nous devait une explication.

Ces deux fig. 7, 8 s'appliqueraient bien plutôt à une division du noyau de l'article terminal qu'à une fusion, surtout si l'on ajoute qu'à ce moment les nucléoles ont disparu.

Quoi qu'il en soit, la question méritait d'être reprise ; nous avons examiné un grand nombre de préparations des premiers états du périthèce dans le *Sphærotheca Castagnei* provenant du Houblon : nous avons une longue série de dessins de ce périthèce à tous les états, et nous les donnerons dans un mémoire spécial ; nous n'avons jamais réussi jusqu'à ce moment à constater le moindre indice d'une première fusion de noyaux ; nous avons par contre, et avec la plus grande facilité, suivi la fusion des noyaux de l'asque. Nous ne voulons pas pour l'instant entrer dans plus de détails ; mais nous pouvons dire que les recherches de Harper ne modifient en rien la définition de la sexualité chez les Ascomycètes, telle que nous l'avons formulée ; une partie de ses observations confirment nos résultats ; une autre, formulée d'ailleurs très incomplètement, porte en elle un cachet d'invraisemblance que nous avons dû faire remarquer ; si l'on joint à cela que, malgré tous nos efforts, nous n'avons point réussi à vérifier l'existence d'une fusion entre le noyau de l'anthéridie et celui de l'oogone, on conviendra, — nous le pensons du moins, — qu'on ne peut accorder aucune importance à cet essai de réhabilitation de la théorie de de Bary.

Il est naturel au contraire d'attribuer la signification d'une fécondation à l'union de deux noyaux s'effectuant à la base de chacun des asques. Ce phénomène est certainement en dehors des manifestations de la vie végétative ; à la suite de cette fusion, le noyau sexuel change de caractère ; son volume augmente et sa structure se modifie ; il n'est plus susceptible que d'un nombre déterminé de bipartitions ; l'hésitation sur l'interprétation de cette fusion n'est guère possible, lorsqu'on voit que les résultats rappellent ceux de la reproduction sexuelle chez beaucoup de végétaux : à la suite de l'acte fécondateur, il y a formation d'un asque renfermant des spores, autrement dit d'un sporocarpe.

Nous ne parlons pas de l'origine différente des noyaux sexuels en présence : dans plusieurs cas, leur parenté semble très rapprochée chez les Ascomycètes, mais il n'est pas impossible que, dans d'autres cas, cette parenté soit très éloignée : à cet égard, les observations de notre préparateur et élève, M. Sappin-Trouffy, sont des plus intéressantes : chez les Urédinées, les noyaux copulateurs forment deux séries parallèles distinctes, à partir de l'écide jusqu'à la téleutospore, et c'est à ce moment seulement qu'a lieu la formation de l'œuf (1).

La reproduction sexuelle des champignons supérieurs peut être considérée actuellement comme bien établie : elle n'a plus devant elle aucune objection sérieuse ; son étude est plus avancée que celle de beaucoup d'autres groupes de thallophytes où la reproduction sexuelle est connue et admise depuis longtemps ; mais le domaine sur lequel elle s'exerce est si vaste, les observations qui peuvent la mettre en évidence sont si délicates et parfois si longues qu'il n'est pas trop du concours de tous pour en élucider

(1) Sappin-Trouffy : *Sur la signification de la fécondation chez les Urédinées* (Comptes rendus, Académie des Sciences, 10 février 1896).

les détails et pour en préciser dans chaque cas particulier la nature ; encore faut-il ne pas avancer prématurément et sans apporter de preuves, comme l'a fait Harper, des faits qui, s'ils étaient bien établis, tendraient à en faire disparaître l'homogénéité qui en est, à ce moment, le plus remarquable caractère.

SUR LA SIGNIFICATION

DE LA

FÉCONDATION CHEZ LES URÉDINÉES

Par SAPPIN-TROUFFY

« Lorsque nous avons présenté à l'Académie, il y a bientôt deux ans, un Mémoire intitulé : *Recherches histologiques sur les Urédinées,* le Rapport de la Commission du prix Desmazières nous faisait entrevoir que la réduction du nombre des chromosomes apporterait à nos observations un argument décisif dans la question de la fécondation (1). Aujourd'hui, nous avons la satisfaction de pouvoir établir que cette réduction se produit et que, par suite, la fécondation chez les Urédinées est absolument comparable à celle des plantes et animaux supérieurs.

« Il est facile de s'en convaincre en étudiant la manière dont se comporte le noyau dans le cycle complet du développement des Urédinées :

« A. Structure générale du noyau de la plante.

« B. Division du noyau.

(1) *Comptes rendus,* 17 décembre 1894.

« C. Fécondation.

« D. Germination de l'œuf.

« E. Comparaison avec les phénomènes de fécondation tels qu'ils sont actuellement connus ailleurs.

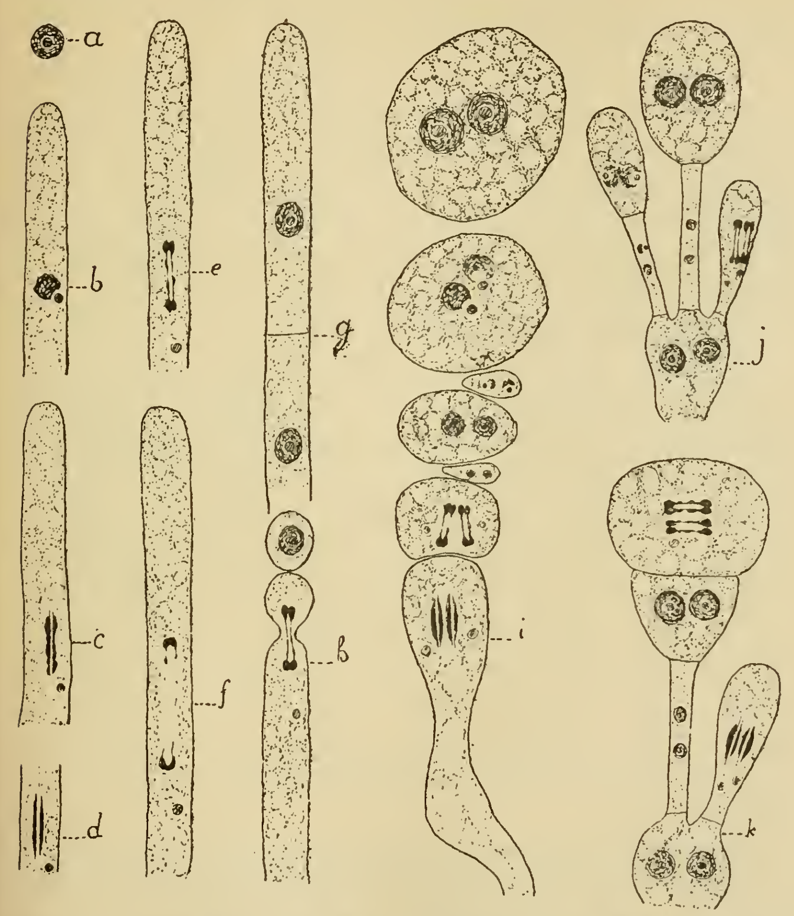


FIG. 1. — *a-h*, *Puccinia Liliacearum* ; *i*, Ecidiospore de *Puccinia Caricis* ; *j*, Urédospore de *Puccinia Graminis* ; *k*, Téleutospore de *Triphragmium Isopyri*.

« A. Le noyau à l'état de repos possède deux chromosomes, fusionnés en une seule masse formée de nombreux replis chromatiques ; au centre, on distingue un nucléole, à la périphérie une membrane nucléaire (fig. 1, a.)

« Ce noyau est petit dans le thalle et la spermogonie, mais il augmente rapidement de volume dans l'écidiospore, l'urédospore et la téleutospore.

« B. La multiplication du noyau se fait à l'extrémité des filaments par division indirecte. Cette division a lieu perpendiculairement au grand axe du tube.

« Lors de la karyokinèse, la charpente chromatique se contracte et se rassemble en un seul cordonnet pelotonné. Le nucléole se montre sur le côté et disparaît dans le protoplasme avant la fin de la division (fig. 1, *b*). A ce moment, il apparaît au centre du noyau une ligne de substance transparente, qui partage la masse chromatique en deux chromosomes (fig. 1, *c*). Ces corps sont variqueux, parallèles entre eux et à l'axe du tube.

« Au stade suivant, chaque chromosome s'allonge en une petite bandelette (fig. 1, *d*), qui se renfle bientôt en massue à ses deux extrémités, tandis qu'elle s'amincit peu à peu au milieu et se sépare en deux moitiés ou chromosomes secondaires (fig. 1, *e*). Après la scission, les chromosomes secondaires forment deux couples qui s'écartent progressivement de l'équateur, et, arrivés aux pôles, chacun des couples donne naissance à un noyau-fille (fig. 1, *f*). Enfin, les noyaux-filles s'éloignent de plus en plus l'un de l'autre et prennent bientôt les caractères du noyau à l'état de repos. Peu après, une cloison transversale apparaît au milieu, délimitant deux nouvelles cellules (fig. 1, *g*).

« Depuis la sporidie produite par le promycélium jusqu'à la formation de l'écidiospore, chaque extrémité de filament ne possède qu'un seul noyau, qui se divise ainsi que nous venons de l'indiquer : il en résulte que les conidies, produites dans les spermogonies, n'ont qu'un seul noyau (fig. 1, *h*).

« A partir de l'écidiospore jusqu'à la téleutospore, chaque extrémité de filament possède deux noyaux qui

se divisent parallèlement : il en résulte que l'écidiospore (fig. 1, *i*), l'urédospore (fig. 1, *j*) et la téleutospore (fig. 1, *k*) ont deux noyaux d'origine différente ; dans la téleutospore, la parenté des noyaux se trouve ainsi très éloignée.

« C. Avant la fécondation, on n'observe dans la marche

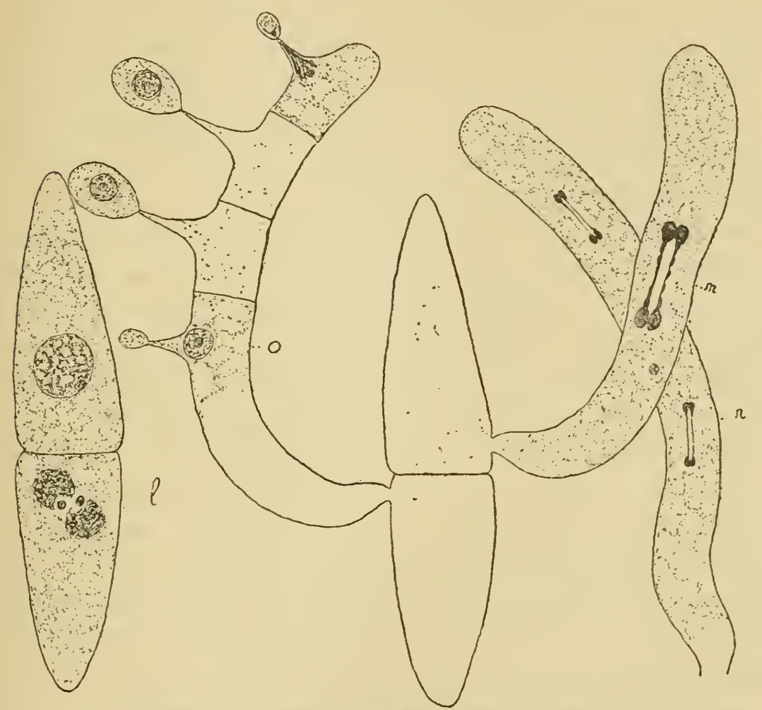


FIG. 2. — Téleutospore de *Gymnosporangium Clavariæforme;* Germination.

de la division aucune réduction du nombre des chromosomes ; les noyaux en présence sont *entiers*, c'est-à-dire qu'ils renferment deux chromosomes (fig. 1, *k*). Ces noyaux ont le même volume et la même valeur ; ils contiennent de gros nucléoles.

« Durant la fécondation, les membranes nucléaires disparaissent; mais, aussitôt après la fusion, il s'en forme une nouvelle autour du noyau sexuel (fig. 2, *l*). Les

chromosomes, *au nombre de quatre*, s'unissent en un seul filament nucléaire; ce filament décrit à la surface un certain nombre de courbes qui donnent au noyau un aspect spongieux; au centre, on distingue un gros nucléole qui devient de moins en moins sensible aux réactifs.

« La fusion des éléments nucléaires est toujours complète; de plus, comme chaque noyau apporte deux chromosomes, il en résulte que la substance chromatique se trouve *doublée* et le volume du noyau sexuel augmenté.

« Notre attention doit maintenant se porter tout entière sur le promycélium : c'est là que va se produire la réduction de la substance chromatique.

« D. L'œuf germe par l'intermédiaire d'un promycélium qui fournit quatre sporidies (fig. 2, *o*). Le noyau se porte au milieu et se divise en deux autres; mais la figure karyokinétique, au lieu de présenter *quatre chromosomes*, comme ce serait le cas dans la division ordinaire, n'en présente plus que *deux* (fig. 2, *m*). Il y a donc, dans cette division, *réduction de moitié du nombre des chromosomes* du noyau sexuel. Les deux chromosomes sont placés à droite et à gauche d'un axe de substance amorphe, qui paraît correspondre à un fuseau nucléaire. Leur volume est deux fois plus grand que dans les noyaux végétatifs; cependant la division n'en présente pas moins la même marche et les mêmes caractères.

« A peine cette division est-elle achevée, que les noyaux de la première génération commencent une nouvelle bipartition (fig. 2, *n*). Les noyaux ne passent donc pas à l'état de repos pour compléter, par la nutrition, leurs éléments, ce qui fait que la substance chromatique n'augmente pas de volume; ils sont dépourvus de nucléole et de membrane nucléaire. Par suite, les chromosomes sont *moitié plus petits* que ceux du noyau générateur. A part cela, la division n'offre rien de particulier. Les deux chromosomes se retrouvent dans les noyaux de la seconde géné-

ration *avec moitié moins de substance chromatique*. En un mot, le noyau sexuel subit deux bipartitions successives : la première est *réductionnelle du nombre des chromosomes*, la seconde est à la fois *équationnelle et réductionnelle de la substance chromatique*.

« E. Comparons maintenant ces phénomènes de réduction à ceux que l'on observe chez les animaux et les plantes supérieures. Deux types sont aujourd'hui bien étudiés; d'une part, chez les animaux, le *Pyrrochoris apterus;* de l'autre, chez les végétaux, le *Lilium Martagon*.

« Dans ses recherches sur la fécondation du *Pyrrochoris apterus*, M. Henking a vu que le noyau de l'ovule et le noyau de la cellule mère du spermatozoïde subissaient chacun deux bipartitions. D'après cet auteur, la première est une division réductionnelle du nombre des chromosomes ; la seconde, une division équationnelle : il nous semble qu'elle est, de plus, réductionnelle de la quantité de la substance chromatique. Or ces deux divisions sont absolument identiques à celles que nous venons d'indiquer dans le promycélium.

« Dans le *Lilium Martagon*, M. Guignard a également signalé les phénomènes de réduction qui portent sur le nombre des chromosomes dans les noyaux sexuels au moment de la fécondation.

« Chez les Urédinées, on trouve à la fois réduction du nombre des chromosomes et réduction de la substance chromatique, seulement ces phénomènes, au lieu de précéder la fécondation la suivent, ce qui ne change rien au résultat : *partout l'œuf conserve les propriétés de l'espèce et les transmet intégralement aux descendants avec le même nombre d'éléments chromatiques* (1). »

(1) Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Poitiers, dirigé par M. Dangeard.

UNE MALADIE DU PEUPLIER

DANS L'OUEST DE LA FRANCE

Par P.-A. DANGEARD

Cette maladie des peupliers m'a été signalée par l'administration des forêts, qui m'engagea à en entreprendre l'étude.

Dans une première excursion faite à Béruges, à quelques kilomètres de Poitiers, en compagnie de M. l'Inspecteur adjoint du Châtenet, je pus me rendre compte de la gravité de cette maladie ; beaucoup d'arbres sont atteints ; un grand nombre ont déjà disparu et parmi ceux qui restent encore indemnes, tout fait prévoir qu'ils seront attaqués à leur tour dans un avenir plus ou moins éloigné.

Les symptômes sont à peu près identiques à ceux qui ont été indiqués par Vuillemin (1) et Prillieux (2) dans la maladie du peuplier pyramidal : la cime de l'arbre se dessèche progressivement, ainsi que l'extrémité des rameaux : aussi, je n'examinai tout d'abord dans cette excursion que la partie aérienne de l'arbre, comptant y

(1) Vuillemin. *La maladie du peuplier pyramidal* (Comptes rendus, Acad. sciences, mars 1889).

(2) Prillieux. *Note sur la maladie du peuplier pyramidal* (Id., 27 mars 1889).

rencontrer le *Didymosphæria populina* Vuillemin ; mais ce parasite était totalement absent : je remarquai seulement la présence abondante, sur les arbres malades, du *Calicium populneum* (De Brond.); il se trouve sur les branches et les rameaux *encore vivants ;* à l'endroit des taches qu'il forme, l'écorce est plus blanche, crevassée dans le sens de l'axe : la fructification ne se montre guère que sur les rameaux de trois ans et plus ; mais le mycélium existe déjà bien développé sur les rameaux de deux ans.

M. Saccardo, à qui j'en confiai la détermination, voulut bien me répondre que les auteurs, autant qu'il le savait, n'avaient pas indiqué la présence de cette espèce sur les branches vivantes.

Les *Calicium* sont rangés parmi les Lichens ; or, les Lichens si nombreux sur les arbres sont considérés comme n'ayant besoin de prendre aucune nourriture à l'intérieur du substratum. Ce n'est pas le cas du *Calicium populneum ;* l'algue manque le plus souvent et le champignon réduit à ses seules forces devient nécessairement parasite ; le mycélium toutefois ne pénètre pas profondément dans l'écorce ; il ne dépasse guère les deux premières assises sous-épidermiques, arrêté qu'il se trouve par le fonctionnement de la zone génératrice corticale ; son influence continue toutefois à se faire sentir, car, à l'endroit des taches occupées par le parasite, la couche subéreuse acquiert une bien plus grande épaisseur que dans les parties saines.

Malgré l'influence bien évidente du *Calicium* sur la végétation des rameaux, et malgré son abondance, nous ne pouvions lui attribuer le rôle important dans cette maladie des peupliers ; il contribue à affaiblir un organisme malade ; mais la véritable cause de la maladie est ailleurs.

Les peupliers sont souvent atteints par groupes de

deux ou trois; la contamination semble se faire de l'un à l'autre. Il y avait là une indication précieuse : lorsqu'il s'agit en effet d'un parasite aérien, la dissémination des spores ou des germes se fait très facilement, soit par le vent, soit par les insectes, et elle n'est pas restreinte nécessairement à l'arbre le plus voisin ; lorsqu'on a affaire à un parasite du système radiculaire, il n'en est plus de même ; le parasite s'étend peu à peu d'un arbre à l'autre.

Je me trouvai ainsi amené à faire une étude très attentive des racines, et, à une seconde excursion faite dans les mêmes conditions, j'apportai au Laboratoire une assez grande quantité de racines munies de leurs radicelles : à vrai dire, je n'avais qu'une médiocre confiance dans le résultat de cet examen, car, pendant l'arrachage, je n'avais aperçu ni mycélium, ni fructification d'aucune sorte.

Cependant, dès l'examen au microscope de la première coupe, je reconnus la présence sur les très jeunes radicelles d'un parasite avec son sporange et son mycélium ; il appartient à la famille des Chytridinées.

Sur les sections transversales, on voit que les tubes mycéliens sont intracellulaires ; ils s'étendent dans toute l'écorce jusqu'à l'endoderme, les sections longitudinales en apprennent davantage : on y trouve fréquemment des sporanges plus ou moins arrondis et de grosseur variable; les filaments mycéliens sont insérés en un seul point du sporange, mais ils se ramifient très rapidement et forment de gros cordons qui rampent à l'intérieur des cellules *le long des parois :* cette position, si l'on n'était prévenu par l'examen préalable des sections transversales, conduirait facilement à les décrire comme étant situés à l'intérieur des méats intercellulaires.

Le protoplasma des sporanges est dense : il renferme de nombreux noyaux ; certains sporanges, en effet, peuvent renfermer de cinq à six cents noyaux : ce sont ceux qui

approchent de la maturité; les plus jeunes en ont beaucoup moins. Les filaments mycéliens ne présentent aucune cloison : ils restent unicellulaires et les noyaux sont dispersés irrégulièrement à leur intérieur.

On trouve de place en place sur ces filaments des formations qui présentent un grand intérêt; un gros rameau mycélien pénètre à l'intérieur d'une cellule et là il se ramifie en un grand nombre de ramuscules dont les derniers sont excessivement fins et délicats ; ils enserrent le protoplasma et le noyau ; l'ensemble forme une sorte de pelote dont la signification échappe tout d'abord ; ces organes peuvent être comparés aux suçoirs des Péronosporées et en particulier du *Peronospora calotheca ;* mais la ramification est plus abondante et les ramuscules beaucoup plus fins. On ne connaissait pas encore jusqu'ici chez les Chytridinées des organes spéciaux ainsi différenciés en suçoirs sur le mycélium ordinaire ; c'est là une spécialisation de fonctions qui, à elle seule, suffirait à justifier la création d'un nouveau genre.

Il nous a été impossible de voir jusqu'ici comment germent les sporanges : nous ne serions nullement étonné que cette germination se produisît seulement après la désagrégation des racines attaquées, car, chez plusieurs, la membrane était très épaisse et le protoplasma intérieur renfermait de l'huile en abondance ; il s'agissait certainement de spores durables ou kystes.

Outre cette Chytridinée, les racines du peuplier montrent très fréquemment des mycorhizes exotropiques exactement semblables à celles qui ont été si bien étudiées par Franck chez les Cupulifères (1) : elles sont surtout abondantes sur les racines des peupliers sains et vigoureux, ce qui justifie l'opinion que l'on se fait de leur utilité pour l'arbre.

(1) Frank. *Lehrbuch der Botanik,* 1892, p. 260-261. On y trouvera la bibliographie du sujet.

En résumé, dans l'étude de cette maladie des peupliers, nous avons reconnu la présence d'un parasite qui attaque et détruit les plus jeunes racines ; il appartient aux Chytridinées ; or, les représentants de cette famille actuellement connus causent pour la plupart des épidémies redoutables chez les algues inférieures et certains animaux (1) ; il est donc assez naturel de penser que c'est bien ce parasite qui, dans le cas considéré, produit cette maladie, en supprimant une partie du système radiculaire et en utilisant à son profit les éléments puisés dans le sol par les jeunes racines. La sève devenant insuffisante, les parties basses seules en profitent, les parties hautes meurent progressivement.

Sur ces arbres épuisés, le *Calicium populneum* se développe en abondance ; il ne peut qu'aider le premier parasite dans son œuvre de destruction.

Si l'on admet avec nous l'action de la Chytridinée, il est facile de s'expliquer à la fois l'extension de la maladie et le groupement des arbres malades ; l'extension se fait par les zoospores probablement semblables à celles des espèces de la même famille ; elles circulent dans l'eau des ruisseaux et des rivières et çà et là pénètrent dans les racines des peupliers plantés sur les rives ; si le milieu est très humide, elles se multiplient et se développent dans tout le système radiculaire ; si le milieu est trop sec, elles succombent et l'arbre reste plus ou moins indemne ; quant au groupement des arbres malades, il tient à la contamination qui s'opère d'un système radiculaire à l'autre le plus voisin.

Les conseils que l'on peut donner actuellement en s'appuyant sur la nature et la biologie du parasite sont :

(1) On peut consulter à ce sujet : P.-A. Dangeard, *Mémoire sur les Chytridinées* (Le Botaniste, 1re série) ; A. Fischer, *Die Pilze* (Rabenhorst's Kryptogamen-Flora), etc.

1° Diminuer l'humidité autour des pieds d'arbres lorsque la chose est possible ;

2° Isoler par une tranchée les arbres restés vigoureux des arbres malades.

Nous désignons ce parasite sous le nom de *Rhizophagus populinus* sp. nov. ; nous nous sommes assuré qu'il est très répandu aux environs de Poitiers et il est à prévoir qu'on le trouvera partout où cette même maladie exerce ses ravages.

RECHERCHES MYCOLOGIQUES

Par SAPPIN-TROUFFY

Au cours de nos recherches sur les Urédinées (1), où nous avons établi d'une part les rapports intimes, étroits qui s'établissent entre le parasite et la plante attaquée, et de l'autre, le rôle important que joue le noyau dans la formation des spores et dans l'acte de la fécondation, il nous a été donné d'étudier quelques autres espèces ; les unes vivent en parasite sur les *Urédinées* et elles ont donné lieu récemment à des erreurs qu'il était important de rectifier ; une autre appartient aux *Protobasidiomycètes* et ses caractères de transition entre deux groupes importants la rendent des plus intéressantes.

1° Parasites des Urédinées.

Les parasites des Urédinées sont représentés par des formes conidiennes qui appartiennent à d'autres champignons sur la nature desquels nous ne possédons encore que très peu de renseignements. Mais nous reviendrons plus loin sur l'historique.

Jusqu'ici nous n'avons trouvé que deux champignons

(1) Le mémoire est à l'impression.

qui soient réellement parasites des Urédinées, ce sont : le *Tubercularia persicina* Ditm. et le *Darluca filum* Cast. Le premier vit sur la forme æcidium, le second attaque l'écidiospore et la téleutospore.

TUBERCULARIA PERSICINA DITM.

Ce champignon est décrit dans les mémoires de Tulasne (1), de M. Plowright (2) et dans une note de M. Max. Cornu (3). Il est caractérisé par la présence de conidies qui naissent une à une à l'extrémité de tubes qui se dressent en touffe serrée au-dessus des conceptacles écidiens. Les conidies lisses et sphériques forment une sorte de poussière violette caractéristique.

On les rencontre sur divers æcidium, tels que les *Æci. Thesii*, *Æci. Tussilaginis*, *Æci. Convallariæ*, *Æci. Rhamni*, *Æci. Orchidum*, *Æci. Periclymeni*, *Æci. Grossulariæ*, *Ceoma Mercurialis*, *Endophyllum Euphorbiæ*, *End. sempervivi*, *Peridermium Pini* et *Ræstelia cancellata*.

Ce sont là les seuls caractères que nous ayons pour le déterminer : on ne connaît pas encore la forme parfaite. Aussi ne faut-il pas s'étonner s'il a été l'objet de plusieurs interprétations.

Desmazières le publie d'abord sous le nom d'*Uredo lilacina* (4) : quelque temps après, il rectifie son erreur. Il donne en outre comme synonyme du *Tubercularia* le *Sclerotium Circæ sehum*.

Tulasne, dans son second mémoire sur les Urédinées et

(1) Tulasne. *Second mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées*. (An. des sc. nat., 1854, p. 83 (voir en note).

(2) Plowright. *A monographie of the British Uredineae and Ustilagineae*, 1889, p. 299.

(3) Max. Cornu. *Sur quelques champignons parasites des Urédinées* (Tubercularia persicina Ditm., Sphæria lepophaga Tul. et Tubercularia vinosa Sacc). Bul. de la Société bot. de France, 1883, p. 222.

(4) Consulter Max. Cornu, *loc. cit.*

les Ustilaginées, le rapproche du *sphæria lepophaga* Tul. (1).

Plus tard, M. Saccardo crée, de ce champignon, une espèce nouvelle, le *Tubercularia vinosa* Soc. pour désigner la forme parasite sur le *Ræstelia cancellata* (2). L'identification a été établie par M. Max. Cornu.

Enfin, dans ces dernières années, M. Vuillemin, croyant avoir affaire à une Urédinée, attribue l'appareil conidien du *Tubercularia* à l'Urédinée dont il est le parasite. Les observations de l'auteur ont fait l'objet de deux communications à l'Académie (3) ; elles ont porté sur l'*Endophyllum sempervivi* et le *Peridermium Pini*.

Sur l'*Endophyllum sempervivi*, il arrive à cette conclusion :

« La découverte, chez une Urédinée, de conidies analogues à celles qui ont été mentionnées chez les champignons les plus divers, permet, en comblant une dernière lacune, d'étendre à tous les ordres de champignons, pourvus d'un mycélium cloisonné, l'existence d'appareils conidiens. Elle apporte une nouvelle confirmation aux idées de Tulasne sur les affinités des Urédinées et des Protobasidiomycètes. »

Sur le *Peridermium Pini*, l'appareil conidien est interprété de la même manière, et M. Vuillemin termine ainsi ses observations : « Ce qui est spécial à ce champignon (*Peridermium Pini*), c'est la prédominance de l'appareil conidien sur les spores appartenant aux types bien définis de la plupart des Urédinées. Les homologues des téleutospores et des éléments écidiens, en tout ou en partie stériles, jouent essentiellement un rôle protecteur. La multiplication et la dissémination sont normalement assurées par les conidies qui, dans les autres genres,

(1) Tulasne. *Loc. cit.*
(2) J. Michelia, t. I, p. 262.
(3) Comptes rendus de l'Ac. des sc., 1892.

n'ont été observées qu'une fois, encore dans des conditions exceptionnelles... »

« L'avortement des téleutospores et le développement corrélatif de l'appareil conidien, anormaux chez les autres Urédinées connues, deviennent le trait caractéristique de l'organisation du parasite du *Pinus montana*. Cette propriété justifie la création d'un genre nouveau. Le nom d'*Œcidiconium* rappellera son caractère distinctif. »

On ne saurait admettre les conclusions de l'auteur : le parasite a été confondu avec son hôte. Il s'agit, en effet, de l'appareil conidien du *Tubercularia persicina*.

Voici en quelques mots la structure de ce champignon.

Nous prendrons comme type de cette étude la forme parasite sur l'*Endophyllum Euphorbiæ*.

Il est nécessaire d'abord, pour en avoir une idée exacte, de rechercher les caractères qui le distinguent de l'*Endophyllum*. Cette différence réside dans l'appareil végétatif.

Si nous considérons, par exemple, le mycélium de l'*Endophyllum*, on voit que les cellules sont des cellules typiques, elles ne renferment qu'un seul noyau. Cette disposition existe également dans la spermogonie. On ne trouve deux noyaux que dans les écidiospores, les cellules du pseudoperidium et dans les filaments sporigènes qui leur donnent naissance.

Dans le *Tubercularia*, au contraire, la disposition des noyaux n'est pas la même ; entre les cloisons, il existe deux noyaux. Par suite, si l'on compare les deux mycéliums, on s'aperçoit que le mycélium du *Tubercularia* renferme un nombre double de noyaux. En outre, ces noyaux sont petits et se colorent plus difficilement que ceux de l'*Endophyllum*. A part cela, les tubes ont sensiblement le même diamètre dans les deux espèces. Mais ce n'est pas tout.

Le *Tubercularia* agit sur l'*Endophyllum* en véritable parasite. C'est-à-dire qu'il envoie çà et là de minces rameaux à l'intérieur des cellules de l'*Endophyllum*. Il arrive ainsi

à détourner à son profit le protoplasme de son hôte. Comme l'*Endophyllum* est déjà lui-même parasite, il en résulte qu'il y a là un double phénomène de parasitisme caractéristique. L'*Endophyllum* abandonne peu à peu son protoplasme et ne tarde pas à succomber.

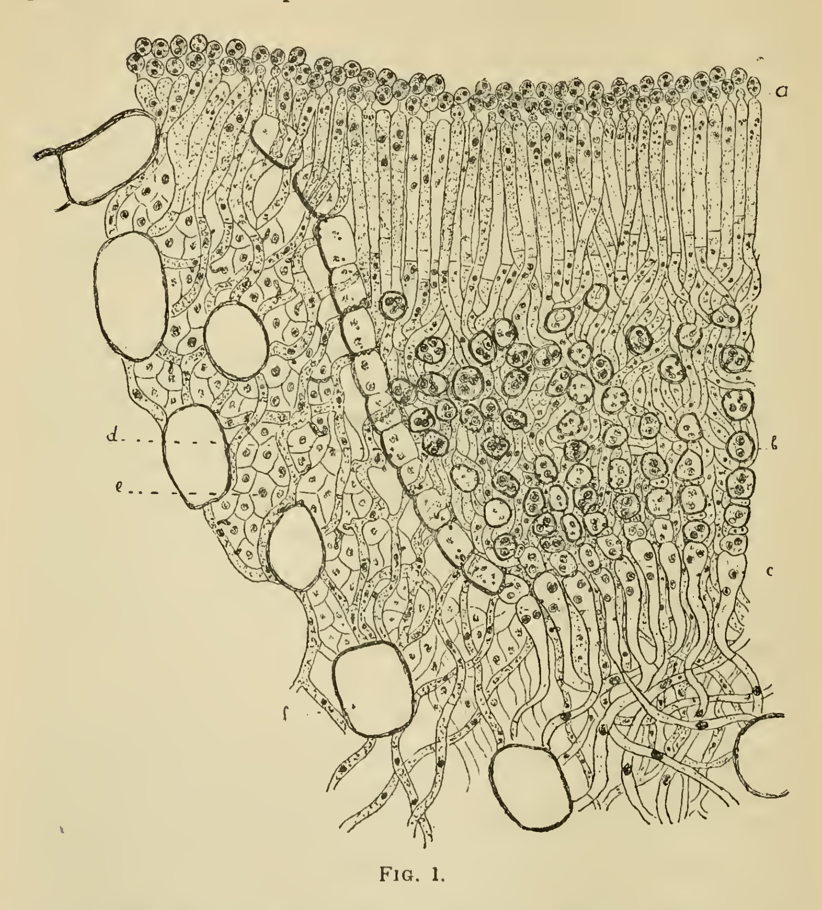


Fig. 1.

Le parasite attaque surtout l'écide (fig. 1), parce que c'est là principalement que l'*Endophyllum* fait converger les réserves pour la formation des écidiospores. Le mycélium devient de plus en plus abondant et forme en ce point un réseau dans les mailles duquel sont compris

les filaments sporigènes et les écidiospores ; à la partie supérieure se forme l'appareil conidien (fig. 1, a).

Cet appareil se compose d'un feutrage mycélien qui recouvre l'écide, quelquefois même le pseudopéridium (fig. 1) et le pseudoparenchyme (fig. 1). Du feutrage se dressent ensuite une série de tubes cylindriques contenant, au milieu d'un protoplasme dense, deux noyaux ; c'est à l'extrémité de ces tubes que se forment les conidies. Leur formation a lieu de la manière suivante :

Chaque tube bourgeonne à son extrémité une petite papille ; cette papille reste reliée au tube à l'aide d'un pédicule. A ce moment, les deux noyaux du tube entrent en voie de division : chacun d'eux paraît avoir comme chez les urédinées deux chromosomes ; mais comme ils sont réduits à l'état de point, il est bien difficile de les distinguer. La division a lieu au même niveau perpendiculairement au grand axe, de sorte que les deux noyaux-filles supérieurs se trouvent accolés au pédicule ; ils s'y engagent l'un après l'autre, et, quand ils sont arrivés dans la conidie, ils passent à l'état de repos ; leur contour devient sphérique.

Les deux noyaux-filles inférieurs se divisent une seconde fois, et il se formera une seconde conidie qui refoulera la première et ainsi de suite.

La conidie grossit, sa paroi se cutinise et prend une coloration violette. Bientôt elle se détache et tombe. Lorsque le milieu se trouve favorable à son développement, elle germe en un tube grêle et flexueux dans lequel se porte le protoplasme et les noyaux.

Plus tard, vers la fin de la végétation, il paraîtrait, d'après M. Plowright, que le mycélium du champignon donnerait naissance à un sclérote ; mais ce dernier organe nous est resté jusqu'ici tout à fait inconnu.

Sur le *Peridermium Pini* et l'*Æci. Lycopsidis* le parasite présente la même structure et la même disposition.

On le voit, l'appareil conidien que nous venons de décrire est absolument étranger à l'urédinée : il appartient à son parasite. De plus nos observations confirment d'une façon péremptoire la manière de voir de Tulasne et de Max. Cornu. On ne saurait donc admettre, comme le pense M. Vuillemin, l'existence *d'un cinquième appareil de fructification* chez les Urédinées.

DARLUCA FILUM CAST.

Ce parasite est très répandu sur les Urédinées à l'état de pycnide. Les conidies rappellent la forme d'une téleutospore de Puccinie : elles sont comme elles bicellulaires et effilées aux deux extrémités.

D'après Max. Cornu, le *Darluca filum* serait l'état conidial d'un petit Pyrénomycète qui attaquerait la téleutospore du *P. Prunorum* et du *P. Caricis* (1).

Fuckel l'a trouvé également sur les urédospores de plusieurs espèces et sur les téleutospores de l'*Uromyces Cytisii* (2).

Enfin Tulasne mentionne une petite sphérie (*Diplodia punctata*) qu'il a trouvée à l'état de pycnide sur divers tels que les *Uredo farinosa*, *Ur. Salicis*, *Ur. Euphorbiæ*, *Ur. Epilobii* (3). Cette sphérie ne pouvait être autre chose, à notre avis, que le *Darluca filum*.

Nous étudierons également ce champignon dans sa structure et dans ses rapports avec l'urédinée. Nous choisirons pour exemple la forme parasite sur *P. Porri*.

La figure 2 représente une portion d'Uredo complètement envahie par le parasite. Les caractères des deux champignons y sont indiqués au même grossissement. Les grandes cellules (fig. 2, *a*) sont celles du support

(1) Max. Cornu, *loc. cit.*
(2) Fuckel. *Symbolæ myc.*, p. 387.
(3) Tulasne, *loc. cit.*

commun. A droite l'épiderme est soulevé et rejeté sur le côté (fig. 2. ép). Entre les urédospores on voit trois pycnides (fig. 2. P, P') dont deux sont encore en voie de formation (fig. 2. P', P').

Le mycélium du parasite embrasse tout le sore et se fixe sur l'urédinée au moyen de crampons. Ces organes sont principalement nombreux sur les urédospores (fig. 2, *u*) ; ils ont pour mission d'en retirer le contenu.

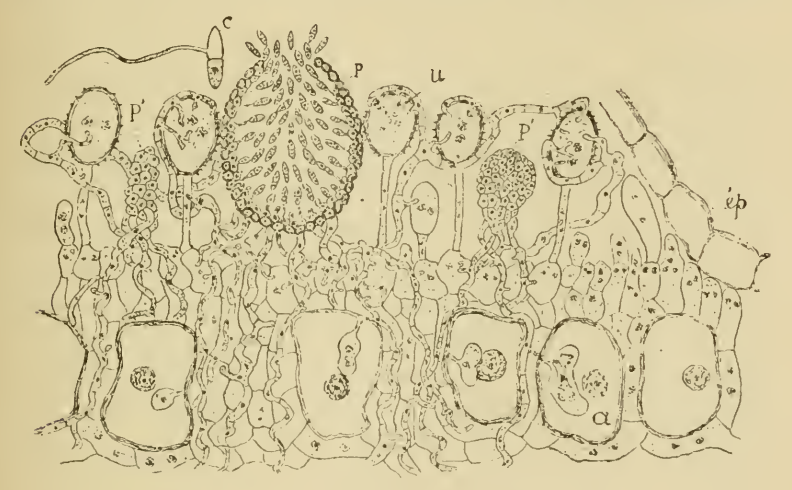


Fig. 2.

Les rapports qui s'établissent entre l'hôte expliquent assez bien la différence d'aspect que l'on constate entre les deux champignons. Le parasite est riche en matières nutritives, tandis que l'urédinée est en partie vide ; tout au plus y trouve-t-on quelques noyaux au milieu d'un protoplasme qui devient de plus en plus rare. Le *Darluca filum* joue essentiellement un rôle destructeur.

Les noyaux sont petits et difficiles à colorer; ils forment entre les cloisons de simples taches chromatiques. Il n'y en a généralement qu'un seul par cellule.

Les tubes sont irréguliers et très rameux ; leur diamètre est variable. Les plus gros se trouvent entre les

urédospores ; c'est sur ces derniers que prennent naissance les pycnides.

La pycnide débute par une petite masse compacte de cellules qui se cloisonnent dans toutes les directions (fig. 2, P'). Mais, au fur et à mesure que l'organe augmente de volume, il apparaît au centre une cavité (fig.2, P). La paroi qui limite cette cavité comprend deux ou trois rangées de cellules ; les plus externes deviennent stériles et se cutinisent, les plus internes fournissent les conidies.

A cet effet chaque cellule engendre à sa face interne un petit tube qui reçoit d'elle un noyau. Le tube s'allonge et s'isole à la base à l'aide d'une cloison.

Bientôt le noyau du tube se divise et une cloison apparaît au milieu délimitant à la base un court pédicelle. Enfin le noyau de la cellule supérieure subit une dernière division avec formation d'une cloison transversale. La conidie se trouve ainsi formée de deux cellules contenant chacune un seul noyau. Ce noyau est petit et entouré d'un protoplasme granuleux. A maturité, la conidie se détache de son pédicelle et tombe dans la cavité centrale. Il s'en produira de même une seconde, puis une troisième, etc. Comme le phénomène se repète le même pour toutes les cellules qui tapissent la face interne de la paroi, il en résulte que la pycnide est vite remplie de petits corps bicellulaires. Mais à ce moment, une déchirure se produit au sommet et les conidies s'échappent librement.

La germination a lieu à la surface de l'eau ; chaque cellule engendre un nouveau mycélium.

Le parasite présente la même structure sur les téleutospores du *P. Graminis* et du *P. Menthæ*.

En résumé, les Urédinées sont, au cours de leur existence, sujettes à deux maladies nettement caractérisées ; l'une est spéciale à l'écide, l'autre à l'urédospore et à la téleutospore. Ces maladies sont causées par les champignons que nous venons d'étudier.

2° Auricularia auriculæ Judæ L.

Ce champignon, désigné vulgairement sous le nom d'*oreille de Judas*, est un type intermédiaire entre *les Urédinées* et les *Protobasidiomycètes*. Il appartient, d'après la classification de M. Brefeld, à la tribu des *Auriculariées*(1). Les basides sont cloisonnées transversalement comme s'il s'agissait d'une téleutospore de *Coleosporium*.

D'après la structure histologique, nous avons, le premier, attribué à la téleutospore des *Coleosporium* sa véritable signification, ainsi qu'en témoigne le passage suivant dû à la bienveillante attention de notre maître, M. Dangeard, qui ne voulait pas nous laisser devancer dans nos recherches sur les Urédinées (2).

« La baside, dit-il, est une oospore dans laquelle le noyau sexuel se divise immédiatement sans former de promycélium : les basides cloisonnées des Protobasidiomycètes (Brefeld) établissent le passage ; l'oospore forme encore dans ce cas un véritable promycélium interne dont chaque cellule fournit ensuite une conidie ; cette disposition se rattache sans transition à celle des téleutospores de *Coleosporium*, dans lesquels, d'après une observation extrêmement intéressante de Sappin-Trouffy, le cloisonnement est précédé d'une fusion de noyaux. »

La téleutospore des *Coleosporium* est simple avant et pendant la fécondation : c'est une probaside ainsi que l'ont prévu MM. Brefeld (3) et van Tieghem (4). Elle ne se cloisonne qu'au moment de la germination pour former un

(1) Brefeld. *Untersuchungen aus dem Gesamem. der Mykologie*, VIII heft. Basidiomyceten, II, p. 27.

(2) Consulter *le Botaniste*, 1894, 4e série, 1er et 2e fascicule, p. 58.

(3) Brefeld. *Die Brandpilze*, X heft. *Classification des Basidiomycètes*.

(4) Van Tieghem. *Sur la classification des Basidiomycètes* (J. de Bot., VII, 1893).

promycélium interne : c'est ce promycélium qui a été de tout temps regardé comme une téleutospore.

La formation d'un promycélium interne n'offre aucun doute, car M. Dangeard a retrouvé une semblable production dans la baside des *Protobasidiomycètes*. Il restait cependant à établir d'une façon plus directe le passage

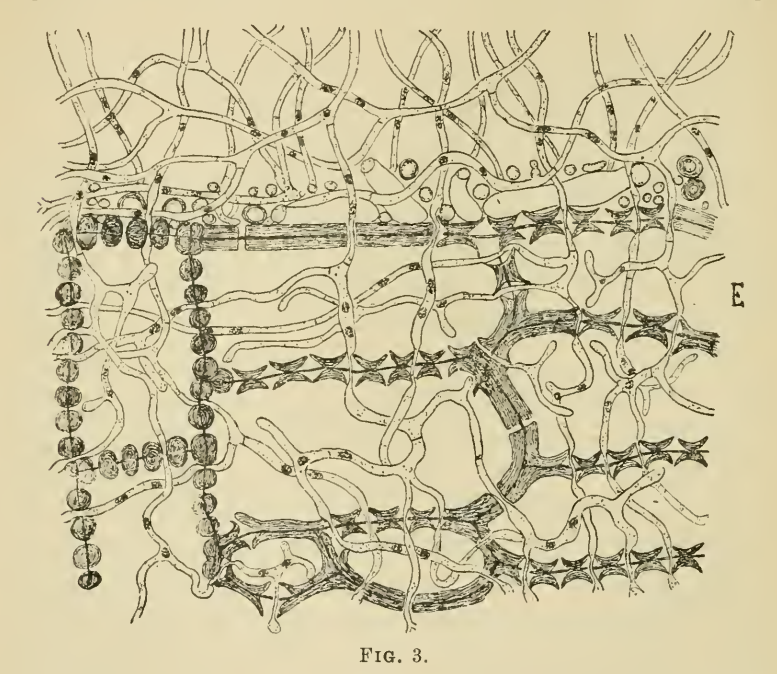


Fig. 3.

des *Urédinées* aux *Protobasidiomycètes ;* mais l'espèce que nous allons étudier comble cette lacune.

L'*Auricularia auriculæ Judæ* vit sur les troncs de sureaux; il a l'aspect d'une lame gélatineuse plissée en forme de pavillon d'oreille; cette lame est fixée au support par une portion rétrécie ou pied. La face inférieure convexe est stérile, la face supérieure concave tapissée par l'hyménium.

On trouve ce champignon durant toute l'année aux mêmes endroits, réduit à une mince lame racornie pen-

dant les périodes sèches, reprenant facilement sa consistance gélatineuse et son aspect normal pendant les journées humides ; sa coloration est brunâtre. Autant que nous sachions, cette espèce n'a été l'objet d'aucune recherche indiquant sa structure : elle est d'une étude difficile et peu avantageuse, parce que la coloration des élé-

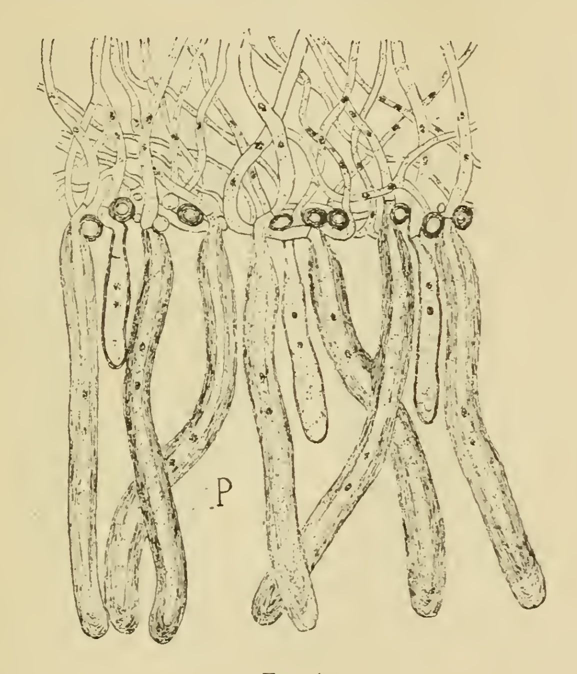


Fig. 4.

ments nucléaires ne s'obtient qu'avec beaucoup de peine.

Le thalle se compose de tubes ramifiés, cloisonnés et de diamètre sensiblement uniforme : entre les cloisons, on aperçoit deux noyaux qui, le plus souvent, sont réduits à de simples taches chromatiques. Ces tubes s'enfoncent dans l'écorce encore vivante du support et les parcourent dans toutes les directions en pénétrant à travers les ponctuations que présentent les cellules (fig. 3, E). Ils ont pour mission d'en retirer la substance nécessaire au champi-

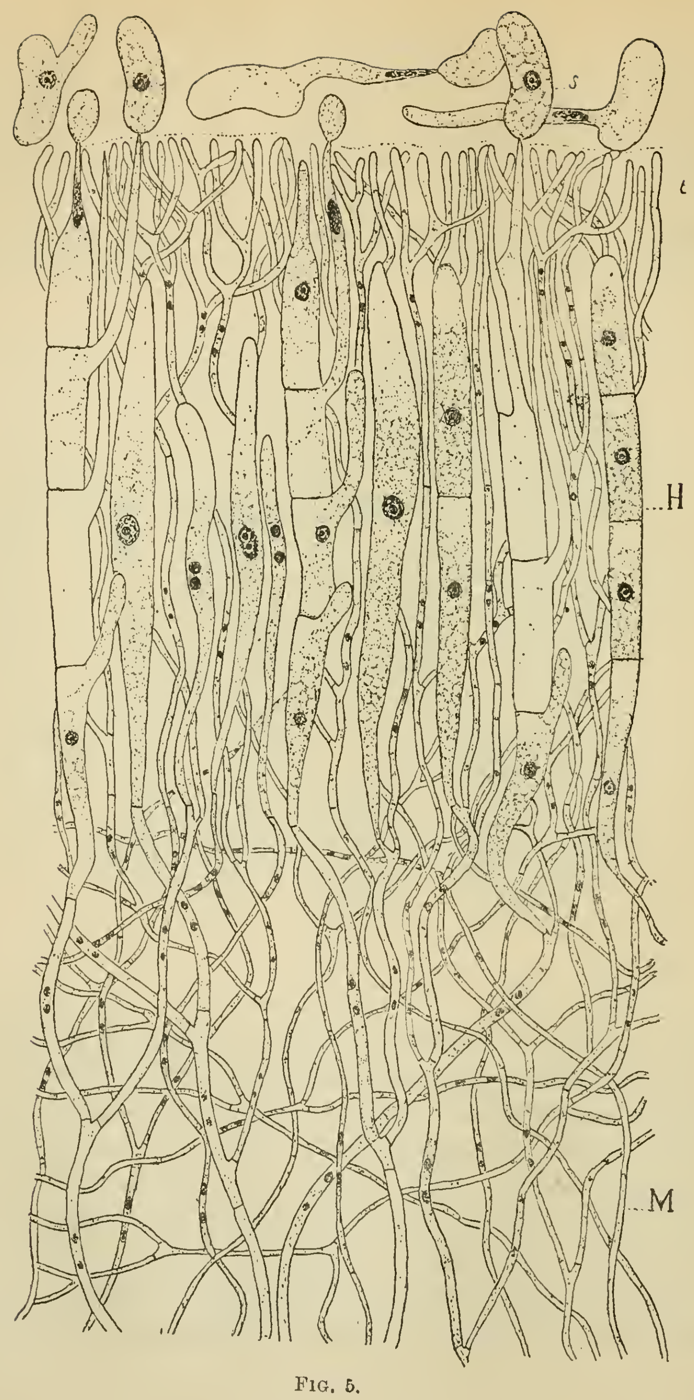


Fig. 5.

gnon. De là, ils se dirigent dans le pied et viennent former au milieu de la substance gélatineuse un réseau à larges mailles. Les plus extérieurs donnent à la face inférieure de nombreux poils simples à paroi épaisse qui donnent au champignon un aspect velouté (fig. 4, P) et, à la face supérieure, ils engendrent en se ramifiant abondamment l'assise sporifère (fig. 5, M).

Les basides sont cylindriques ou claviformes (fig. 5, H); elles sont entremêlées de poils stériles simples ou ramifiés (fig. 5, *t*).

Chaque baside possède un contenu granuleux et deux noyaux. Il nous est impossible de dire pour le moment si ces noyaux sont d'origine différente, leur petitesse rend cette étude pour ainsi dire impossible; mais au moment de la fécondation, ils se comportent comme chez les Ustilaginées, Urédinées, Basidiomycètes et Ascomycètes.

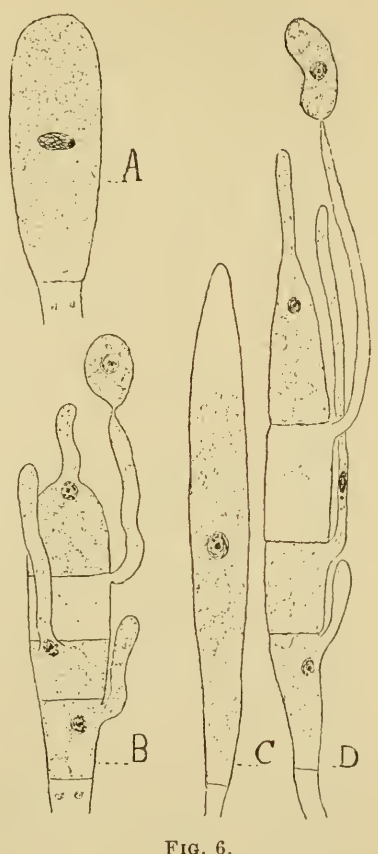


Fig. 6.

La fusion des noyaux a lieu de bonne heure, et, si l'on veut assister à leur pénétration, il faut s'adresser à de jeunes échantillons. A cet effet, les deux noyaux viennent au contact, leurs membranes disparaissent et finalement les deux masses chromatiques se mélangent ainsi que les nucléoles. Après la fécondation, le noyau sexuel augmente rapidement de volume : il devient aussi gros que chez les

Urédinées. Le protoplasme se condense et abandonne la partie supérieure de la baside.

La baside n'est autre chose qu'une téleutospore de *Coleosporium*, c'est-à-dire une probaside. Pour voir l'homologie qui existe entre ces deux organes, il suffit de comparer la téleutospore du *Coleosporium Sunchi* (fig. 6, A). avec la baside de l'*oreille de Judas* (fig. 6, C). Toutes les deux sont le résultat du même phénomène de fécondation et unicellulaires. Plus tard, au moment de la germination, le noyaux sexuel par deux bipartitions successives fournit quatre noyau embryonnaires qui s'isolent à l'aide de trois cloisons transversales. En un mot, il y a formation d'un promycélium interne par un procédé identique à celui des *Coleosporium* (comparez B et D).

Puis chaque cellule fournit un tube qui se dresse verticalement (fig. 5) : le protoplasme s'y engage, entraînant avec lui le noyau qui s'étire, et le nucléole est rejeté en arrière.

Quand le tube est arrivé à la surface, il se renfle en boule pour former une sporidie ; cette sporidie reçoit le protoplasme et le noyau : elle devient peu à peu réniforme (fig. 5). Bientôt elle se détache et germe en un tube qui s'allonge en un filament ou qui produit à son extrémité une sporidie secondaire comme chez les Urédinées.

En résumé, la probaside a exactement la valeur d'une téleutospore de *Coleosporium* : c'est à son intérieur que se forme le promycélium. Les cellules au nombre de quatre sont superposées et chacune d'elles donne naissance à une sporidie. On passe ainsi directement et sans transition aucune des *Coleosporium* à l'oreille de Judas.

RECHERCHES HISTOLOGIQUES

SUR LA

FAMILLE DES URÉDINÉES

PAR M. SAPPIN-TROUFFY

INTRODUCTION

Depuis quatre ans nous poursuivons, au laboratoire de botanique de la Faculté des sciences de Poitiers, une série de recherches sur le développement, la structure, la karyokinèse et la fécondation des Urédinées; les premiers résultats de cette étude ont été consignés dans quelques notes préliminaires (1). Aujourd'hui le moment est venu

(1) Dangeard et Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées.* (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 30 janvier 1893.)

Dangeard et Sappin-Trouffy: *Une pseudo-fécondation chez les Urédinées.* (*Ibid.*, février 1893.)

Sappin-Trouffy: *La pseudo-fécondation chez les Urédinées, et les phénomènes qui s'y rattachent.* (*Ibid.*, juin 1893.)

Sappin-Trouffy : *Les suçoirs chez les Urédinées.* (Le Botaniste, septembre 1893.)

Dangeard et Sappin-Trouffy : *Réponse à une note de MM. Poirault et Raciborsky sur la karyokinèse chez les Urédinées.* (*Ibid.*, 1er août 1895.)

Sappin-Trouffy: *Origine et rôle du noyau dans la formation des spores et dans l'acte de la fécondation chez les Urédinées.* (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 19 août 1895.)

Sappin-Trouffy: *Sur la signification de la fécondation chez les Urédinées.* (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 10 février 1896.)

de réunir et de fixer ces résultats dans un Mémoire spécial.

Dans la recherche des caractères histologiques de cette famille de champignons qui vivent, comme chacun sait, sur les Phanérogames, nous n'avions d'abord d'autre pensée que de nous familiariser avec l'étude des organismes parasites, afin d'en faire plus tard l'application en médecine. Mais presque immédiatement se posa une question du plus haut intérêt: celle de la reproduction sexuelle dans cette famille ; or, on sait que les Urédinées font partie d'un groupe de champignons qui ont été considérés, jusque dans ces dernières années, comme étant absolument dépourvus de toute trace de sexualité. En examinant attentivement certaines de nos préparations, nous fûmes assez heureux de trouver une fusion de noyaux dans les cellules de la téleutospore : il nous a paru alors que cette fusion avait également lieu dans l'écidiospore ; mais ne sachant si ce phénomène était général, nous lui avons donné, M. Dangeard et moi, le nom de *pseudo-fécondation*.

A partir de ce moment, notre attention était mise en éveil de ce côté ; et, partant de ce fait aujourd'hui bien établi que dans toutes les plantes, où l'on connaît une fécondation, la fusion des noyaux se produit à la fin de la végétation, nous nous sommes demandé s'il n'en serait pas de même chez les Urédinées. Mais pour arriver à un résultat précis, il nous fallait des échantillons en bon état et à tous les stades du développement. A cet effet, les nombreuses excursions botaniques que nous avons suivies chaque année à la Faculté, nous ont permis de nous procurer, peu à peu, la plupart des genres de cette famille. Au bout d'une année, nous avions déjà assez de matériaux pour un travail d'ensemble.

Il nous fut alors possible d'exprimer cette idée que la fécondation se produit uniquement dans les spores ultimes ou téleutospores, et un Mémoire manuscrit, présenté à

l'Académie des sciences sur ce sujet, nous valut un précieux encouragement.

Dans une question aussi complexe, il restait beaucoup à faire, ainsi qu'en témoignent les nombreux résultats obtenus depuis cette époque. Nous avons, en effet, démontré par une étude minutieuse de la karyokinèse, comment les noyaux se différencient pour acquérir les caractères de la sexualité et comment se produit la réduction de la substance chromatique. En somme, nous avons réussi à expliquer histologiquement des faits d'évolution très complexes et sur lesquels on n'a fourni, jusqu'ici, aucune indication précise dans les Cryptogames cellulaires. Nous osons espérer que nos recherches seront de quelque utilité pour mettre sur la voie des phénomènes de même nature qui doivent se produire dans les groupes voisins. De plus, nos résultats concordent, au moins d'une manière générale, avec ceux qui sont connus chez les animaux et les plantes supérieures. Il existe, d'un autre côté, entre la fécondation des Urédinées et celle qui a été signalée par notre savant maître, M. Dangeard, chez les Ustilaginées, les Basidiomycètes et les Ascomycètes, des ressemblances extrêmement frappantes et dont l'importance au point de vue des affinités n'échappera à personne. Ainsi, nous verrons comment, en nous appuyant sur les règles qu'il a formulées (1), nous avons réussi à tirer parti de la réalité de cette fécondation pour rectifier les interprétations classiques de la téleutospore des *Coleosporium*. Déjà, M. Brefeld (2) avait soupçonné sa véritable nature en la considérant comme une probaside ; mais la certitude ne pouvait venir que d'une étude histologique. Cette dernière a établi sans conteste les affinités des *Urédinées* et des *Protobasidiomycètes*.

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des champignons*. Le Botaniste, 3e série, 15 janvier 1894, 6e fascicule, p. 238.)

(2) Brefeld : *Die Brandpilze*, *X*, *Classif. des Basidiomycètes*.

Notre attention s'est portée également sur les suçoirs. De Bary (1) signale l'existence de ces organes à l'intérieur des cellules hospitalières, mais il ne donne aucun détail sur la manière dont ils se comportent (2). Le premier renseignement sur ce point est dû à M. Rosen (3), qui a vu dans une espèce de *Puccinia* que les suçoirs se portent au voisinage du noyau. Nous avons montré que cette disposition était générale, ce qui nous permet d'étendre nos connaissances sur le mode d'action du parasite. La pathologie végétale ne peut manquer tôt ou tard de tirer parti de ces résultats.

En terminant cette introduction, nous prions M. Dangeard de vouloir bien accepter l'expression de notre reconnaissance pour les nombreuses marques de confiance et de sympathie qu'il nous a prodiguées depuis que nous travaillons dans son laboratoire. C'est lui qui nous a engagé à entreprendre ce travail et qui nous a aidé de ses bienveillants conseils pour le mener à bonne fin.

HISTORIQUE.

Le point de vue spécial où nous nous sommes placé, nous dispense d'exposer ici tous les travaux publiés sur la famille des Urédinées.

Ce sont les beaux Mémoires de Tulasne (4) et de de Bary (5) qui nous ont fait connaître le mode de vie si parti-

(1) A. de Bary: *Morphologie und Biol. d. Pilze*, p. 21.

(2) Consulter aussi Schenk: *Handb. der Bot.*, vol. IV, p. 653.

(3) Rosen: *Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen* (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen).

(4) L.-R. et C. Tulasne: *Mémoire sur les Ustilaginées comparées aux Urédinées*. (Annales des sciences naturelles, Bot., 3e série, t. III, 1847.)

L.-R. Tulasne : *Second Mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées*. (*Ibid.*, 4e série, t. II, 1854.)

(5) A. de Bary: *Recherches sur le développement de quelques champignons parasites*. (*Ibid.*, 4e série, t. XX, 1863.) *Neue Untersuchungen über Uredineen* (Monatsber. der. Berlin. Académie, 1865).

culier des espèces de ce groupe, leur morphologie, leur développement et aussi leur classification.

On sait que c'est de Bary qui, au moyen d'expériences précises, établit scientifiquement, de 1864 à 1865, que le champignon parasite du blé (*Puccinia graminis*) semé sur l'*Epine-vinette* reproduisait l'*Æcidium Berberidis*; il confirmait ainsi les idées qui, çà et là, s'étaient depuis longtemps fait jour sur le danger des plantations d'*Epine-vinette* au voisinage des champs de blé.

L'année suivante, en 1866, M. Œrsted montre que les *Gymnosporangium* appartiennent au même cycle de développement que les *Rœstelia* (1) ; la même démonstration est donnée par M. Fuckel (2), en 1869, pour l'*Uromyces junci* et l'*Æcidium zonale*, et depuis les faits d'hétérœcisme se multiplient avec les observations de MM. Magnus, Schroëter, Max. Cornu, Plowright, etc.

En même temps le nombre des espèces connues augmente rapidement : comme on les connaît mieux, on arrive à les classer d'une façon plus satisfaisante ; il suffit de citer la classification de MM. Winter (3), Schroëter (4), Saccardo (5), Plowright (6), etc.

La famille des Urédinées arrive également à prendre dans les ouvrages classiques la place et l'importance qu'elle mérite (7).

D'un autre côté, on voit se dessiner un mouvement qui

(1) Œrsted : *Podisoma und Rœstelia. R. Danske vidensk. Selskab. Skrifter*, 5th série. Vol. VII, 1863, in Bulletin de l'Académie Roy. des sciences de Copenhague, 1866-67.

(2) Fuckel : *L. Symbolæ Mycologicæ*, 1869-75.

(3) Winter: *Rabenhorst's Kryptogamen Flora*, 1881.

(4) Schroëter: *Kryptogamen Flora von Schlesien*, 1887.

(5) Saccardo: *Sylloge Fungorum*, vol. VII, 1888.

(6) Plowright: *A Monograph of the British Uredineæ and Ustilagineæ*, 1889.

(7) Van Tieghem: *Traité général de Botanique*, 2e édition.

tend à incorporer les Urédinées et les Ustilaginées dans le grand groupe des Basidiomycètes (1).

Après ce court exposé, nous devons insister davantage sur les travaux qui ont trait à l'histologie de cette famille.

Nous en connaissons plusieurs. Le premier en date, celui de M. Schmitz, indique la présence de noyaux dans le système végétatif et la spore ; les cellules du mycelium du *Coleosporium Campanulæ* renferment normalement deux noyaux rapprochés l'un de l'autre et les urédospores de la même espèce renferment deux noyaux analogues à ceux des grains de pollen. M. Schmitz assure également que le globule central des téleutospores, dans le *Puccinia Malvacearum*, est bien un noyau (2).

Les recherches de M. Rosen sont plus complètes (3).

D'après cet auteur, les filaments mycéliens de l'*Uromyces Pisi* renferment de petits noyaux qui ne laissent voir aucun détail à l'état de repos ; mais au moment de la division, on y distingue une membrane à double contour, un petit nucléole et des filaments chromatiques.

Dans la spermogonie, chaque baside renferme un noyau qui se divise ; l'une des moitiés se rend au sommet pour passer dans la spermatie ; d'après M. Rosen, ce noyau de la spermatie serait lui-même en état de division.

La formation des écidiospores a lieu de la même manière ; le noyau de la baside se divise et l'un des noyaux se porte au sommet en subissant une nouvelle bipartition ; ce sommet avec ses deux noyaux s'isole par une cloison pour former la spore.

(1) Van Tieghem : *Sur la classification des Basidiomycètes.* (Journal de Botanique, n° 5, 1893.)

Vuillemin : *Remarque sur les affinités des Basidiomycètes.* (Journal de Botanique, n° 9, 1er mai 1893.)

(2) Schmitz : *Untersuchungen über die structur der protoplasma's und der Zellkerne der Pflanzenzellen.* (Niederrhein Gesellschaft fur Natur und Heilkunde in Bonn., 4 août 1879 et 1880.)

(3) Rosen : *Loc. cit.*

M. Rosen confirme la présence de deux noyaux signalés par M. Schmitz dans les urédospores; il constate la grande difficulté que présente l'étude de la téleutospore; il a réussi cependant à voir deux noyaux dans chaque cellule de la téleutospore. Ces deux noyaux sont très rapprochés l'un de l'autre et peut-être se fusionnent-ils finalement (1).

On voit que nous avions un vaste champ de recherches ouvert devant nous ; les observations les plus complètes, celles de M. Rosen, ne s'étant portées, en effet, que sur deux espèces : *Uromyces pisi* et *Puccinia asarina.*

Sans avoir connaissance du travail de M. Rosen, nous avons publié, peu de temps après lui, des résultats s'étendant à de nombreux genres et espèces ; nous avons établi qu'une fusion de deux noyaux se produit normalement dans les cellules de la téleutospore, ce qui représente une véritable fécondation, comme nous le verrons dans la suite de ce travail.

Dans ce qui précède, nous avons vu que cette fusion n'a pas été établie par M. Rosen.

Au début de ces études, nous pensions même que la fusion des noyaux se produisait également dans les écidiospores. M. Vuillemin, s'emparant de cette idée et ayant cru également voir cette fusion, a ébauché toute une théorie de la sexualité qui aurait eu son siège dans l'écide (2), tandis qu'en réalité les noyaux ne se fusionnent que dans la téleutospore.

Enfin, dans une note à l'Académie, MM. Poirault et Raciborsky, trompés par les apparences, étaient amenés à considérer les deux noyaux voisins comme des chromo-

(1) Rosen : *Die beiden kerneliegen dauernd nahe beisammen. Die Kernejeder Sporenzelle rucken später dicht aneinander vielleicht verschmelzen sie sogar schliesslich.* (Loc. cit., p. 258.)

(2) Vuillemin : Comptes rendus de l'Académie des sciences, 1er semestre, 1892.

somes distincts ; il en résulte une interprétation inexacte du mode de division (1).

Quelques jours après la publication d'une note où nous rectifions cette manière de voir (2), MM. Poirault et Raciborsky reconnaissent leur erreur.

Quelque temps après, dans un travail que ces auteurs ont eu l'obligeance de nous envoyer, ils ont fourni quelques détails relatifs à la division des noyaux chez les Urédinées (3). Pour ces auteurs, les noyaux sont des demi-noyaux et ils se présentent avec cette structure pendant toute la vie de la plante.

Dans la téleutospore uniquement, ces demi-noyaux en se fusionnant donneraient naissance à un noyau de structure normale à deux chromosomes. « On pourrait parfaitement, disent-ils, considérer la fusion des noyaux de la téleutospore comme le phénomène normal caractéristique de la fin de l'anaphase (fusion des segments secondaires) qui, au lieu de se produire immédiatement, n'apparaît qu'après un certain temps durant lequel les noyaux chromosomes sont passés à l'état de repos. Et alors, si cette fusion est une fécondation, il n'y a pas de raison pour ne pas attribuer le même qualificatif au fait de la réunion des segments chromatiques dans les noyaux du *Lilium Martagon* au moment de l'anaphase — 2 chromosomes ou 24, le nombre ne change rien à l'affaire — et le phénomène de la karyokinèse est essentiellement un phénomène sexuel, et le mot de sexualité n'a plus de sens précis. » Nous ne discuterons pas ici le bien fondé de ces observations : notre travail y fournit une réponse décisive.

(1) Poirault et Raciborsky : Comptes rendus de l'Académie des sciences, 15 juillet 1895.

(2) Dangeard et Sappin-Trouffy : *Réponse à une note de MM. Poirault et Raciborsky.* (Le Botaniste, 4e série, 1er août 1895.)

(3) Poirault et Raciborsky : *Sur les Urédinées.* (Journal de Botanique, septembre 1895.)

Nous pourrions encore citer un assez grand nombre de travaux récents qui ont eu pour objet l'étude des *Urédinées*, mais aucun ne s'est placé au point de vue qui nous occupe et, par suite, il devient inutile d'en donner une analyse.

Tout au plus, devons-nous signaler un travail de M. R. Neumann, dans lequel cet auteur a montré, ce qui n'était pas douteux, que le développement de l'écide et de la spermogonie n'est précédé d'aucun acte fécondateur (1).

Les idées émises par M. Massee (2) ne reposent donc sur aucun fondement.

Notre maître, M. Dangeard, a pu établir les caractères permettant de reconnaître une véritable fécondation (3).

« Prenons, dit-il, un œuf de *Chlamydomonas*, par exemple, nous voyons que le noyau de l'oospore ne donne pas directement celui de la nouvelle plante ; il subit un nombre de bipartitions déterminé qui, ici, donne naissance à quatre nouveaux noyaux, qui sont ceux des nouvelles zoospores ; dans un *Volvox,* le noyau fournira un nombre plus grand de bipartitions pour la nouvelle colonie : dans les *Closterium* et les *Cosmarium*, le nombre des bipartitions est également déterminé ; et, si nous appelons du nom général d'embryon, la nouvelle plante provenant de la germination de l'œuf, nous constatons que, pour arriver à ce stade, le noyau de l'œuf subit toujours un nombre déterminé de divisions. »

« Revenons maintenant aux Urédinées : l'écidiospore germe immédiatement en un nouveau tube végétatif ; ce ne sont pas là les caractères d'un œuf. Mais si nous con-

(1) R. Neumann : *Uber die Entwicklungsgeschichte der Æcidien und Spermogonien der Uredineen.* (Hedwigia, 1894, Heft. 6.)

(2) Massee : *On the presence of sexual organs in Æcidium* (Ann. of Botany, 88-89, v. II, 47-51).

(3) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des champignons.* (Le Botaniste, 3e série, 6e fasc. 1894, p. 235-36.)

sidérons la téleutospore, il n'en est plus de même; en effet, ici chaque cellule de la téleutospore, s'il en existe plusieurs, se comporte comme une véritable oospore : son noyau va subir dans le promycelium un nombre déterminé de divisions; il y aura ainsi quatre nouveaux noyaux dont chacun passera dans une sporidie, point de départ d'une nouvelle plante; la sporidie, c'est l'embryon et, ce qui est remarquable, c'est que la pluralité des noyaux va s'y montrer immédiatement, comme elle existe dans tout le système végétatif. Ajoutons que chaque oospore a sa membrane distincte du filament, de sorte que celui-ci, en réalité, est un véritable oogone. »

Nous allons maintenant commencer, dans la première partie de ce Mémoire, la description des genres et des espèces que nous avons étudiés : ils sont nombreux. Leur étude a nécessité beaucoup de travail ; ce n'était qu'à ce prix cependant que nous pouvions donner à nos conclusions, dans la seconde partie, le caractère de généralité qu'elles présentent.

PREMIÈRE PARTIE

Cette première partie comprend autant de chapitres qu'il y a de genres étudiés ; ces genres sont : *Uromyces*, *Puccinia*, *Gymnosporangium*, *Triphragmium*, *Phragmidium*, *Melampsora*, *Thecopsora*, *Cronartium*, *Endophyllum* et *Coleosporium*. Nous avons pu, en général, nous procurer dans chacun de ces groupes plusieurs espèces.

CHAPITRE I[er].

GENRE UROMYCES LINK.

Les *Uromyces* comprennent toutes les espèces dans lesquelles les téleutospores sont unicellulaires et pédicellées.

Nos observations ont porté sur les *Ur. Erythronii*, *Ur. Betæ*, *Ur. Striatus*, *Ur. Rumicis*, *Ur. Ficariæ* et *Ur. Geranii*.

Uromyces Erythronii D. C.

L'*Uromyces Erythronii* apparait, au mois d'avril, sur les tiges et les feuilles de *Fritillaria Meleagris*.

Dans cette espèce, nous avons étudié la spermogonie et l'écide.

Le thalle est formé de tubes ramifiés qui parcourent les espaces intercellulaires et qui communiquent çà et là avec les cellules de la plante hospitalière à l'aide de suçoirs. Ces tubes sont cloisonnés de distance en distance (fig. 1) ; ils ont une membrane mince, cylindrique qui reste incolore sous l'influence de l'hématoxyline ; leur diamètre est sensiblement uniforme. Entre les cloisons, on n'aperçoit, en général, qu'un seul noyau, entouré d'un protoplasme qui est d'autant plus dense qu'on s'approche davantage des extrémités (fig. 1, a, b, c, d, e, f). Le noyau se présente sous différents aspects.

Dans les cellules à l'état de repos, il est sphérique ou elliptique (fig. 1, i, k, l, m). On y distingue, à la périphérie, une mince membrane achromatique ; au centre, un petit nucléole ; entre la membrane et le nucléole, existe un hyaloplasme contenant de nombreux replis chromatiques.

Au niveau des bifurcations, ou d'un étranglement, il s'étire en forme de biscuit ou d'haltère (fig. 1, h, g). Ces déformations sont identiques à celles qu'on a signalées dans le noyau des Arthropodes (1). Les extrémités polaires sont granuleuses ; la partie médiane, étirée, se montre finement striée.

Dans les cellules âgées, le contour devient irrégulier, la substance chromatique se sépare quelquefois en deux petites masses réunies entre elles par de fins trabécules ; le nucléole se montre sur le côté (fig. 1, n, o) ; enfin le tout disparaît en même temps que le protoplasme.

A l'extrémité des tubes, le noyau est souvent en voie de division. Cette division s'annonce par la disparition de la membrane nucléaire et par la contraction de la substance chromatique qui, de granuleuse, devient compacte et se colore fortement par l'hématoxyline. La sensibilité aux

(1) Van Bambeke : *Archives de Biologie*, 1887, p. 357, pl. XI, fig. 8, 16, et pl. XII, fig. 30, 24.

réactifs colorants persiste jusqu'à la fin de la karyokinèse.

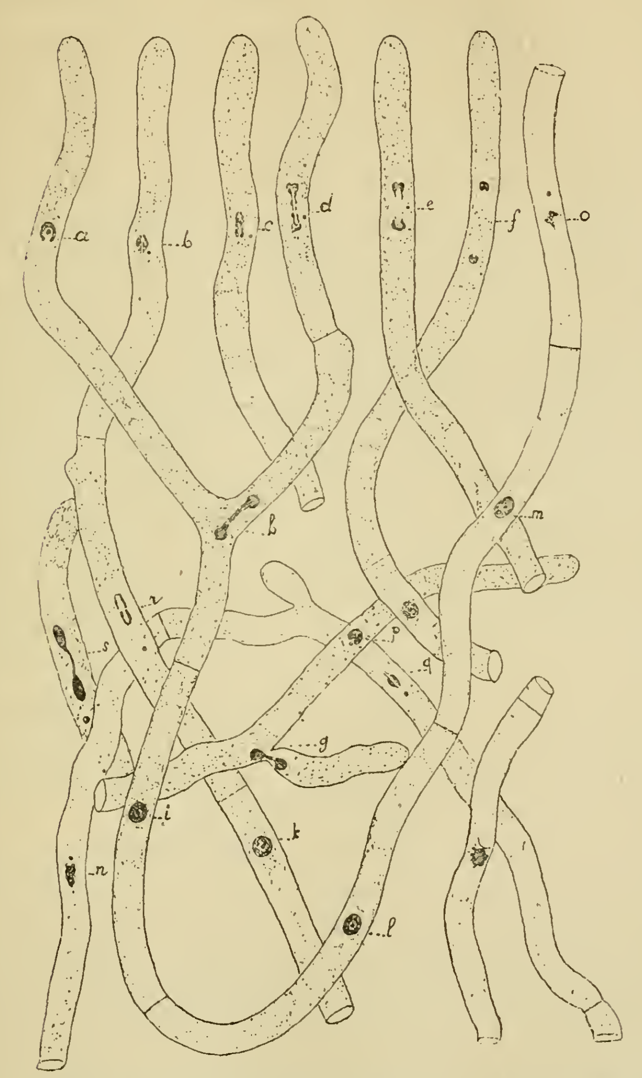


Fig. 1. — Filaments végétatifs isolés de l'*Uromyces Erythronii* (grossissement 900). Réduction 1/5.

Il est donc facile de reconnaître dans une préparation ceux des noyaux qui sont en voie de division.

En même temps que la substance chromatique se contracte, elle se dispose en forme d'arc autour du nucléole (fig. 1, a, p); puis l'arc se redresse et abandonne le nucléole sur le côté. A ce moment apparaît, au centre du noyau, une ligne de substance transparente qui partage la masse chromatique en deux chromosomes qui s'allongent peu à peu suivant le grand axe de la cellule (fig. 1, b). L'étirement continuant, chaque chromosome se renfle en massue à ses deux extrémités et s'amincit au milieu (fig. 1, c, d). Bientôt la scission suivant l'équateur est complète (fig. 1, e). Les deux moitiés ou chromosomes secondaires se portent, en sens opposé, vers les pôles et s'unissent latéralement avec les moitiés du chromosome correspondant. Pendant ce temps, la substance achromatique, qui a servi d'axe à la division, s'est beaucoup allongée; sa partie moyenne s'est détruite; les noyaux-filles se sont écartés et sont devenus indépendants (fig. 1, f). Ces derniers sont comme au début de la division en forme d'arc; leur substance est compacte. Plus tard, la substance chromatique s'organise en une masse granuleuse dans laquelle un nucléole apparaît et une membrane se montre à la périphérie. Enfin, le nucléole, précédemment expulsé du noyau, cesse d'être visible et disparaît dans le protoplasme.

Nous sommes ici en présence d'une véritable division indirecte normale d'un noyau à deux chromosomes; car les noyaux-filles contiennent chacun une moitié des deux chromosomes primitifs. On ne connaît actuellement chez les végétaux aucun cas comparable à celui-ci ; dans tous les exemples où la division indirecte a été bien observée, le nombre des chromosomes est beaucoup plus élevé. Quelques auteurs ont, il est vrai, décrit récemment des noyaux à un seul chromosome (Hartog, Humphrey) (1) ;

(1) Consulter Marcus Hartog : *Recherches sur la structure des Sapro-*

mais la chose n'est rien moins que certaine : il faut se reporter aux observations fournies par l'*Ascaris megalocephala univalens* (1) pour trouver l'équivalent de la division indirecte, telle que nous venons de la décrire.

Cette division est suivie de la formation d'une cloison séparant les deux noyaux-filles. Il en résulte que les cellules intercalaires n'ont qu'un seul noyau qui peut se diviser plus tard pour former les ramifications (fig. 1, q, r). Nous voilà donc revenu à notre point de départ, c'est-à-dire à une cellule contenant un noyau à l'état de repos.

Il n'est pas rare d'observer des divisions indirectes dans lesquelles le noyau, au lieu de former deux chromosomes, ne présente qu'une seule masse chromatique qui s'étire comme le ferait un seul chromosome (fig. 1, s). Dans ce cas, les deux chromosomes restent unis pendant toute la division. On conçoit qu'il doit en être ainsi, car la masse chromatique est deux fois plus grosse que s'il s'agissait d'un seul de ces corps. Indépendamment de cette particularité, ce mode de division nous conduit au même résultat que celui que nous venons d'indiquer.

Les suçoirs représentent autant de rameaux qui pénètrent à l'intérieur des cellules de la plante hospitalière (fig. 2, s). Ces organes sont simples ou ramifiés et en nombre variable par cellule ; ils sont portés par un pédicule creux et étroit qui les met en communication avec la cavité des tubes ; leur membrane est mince comme celle des tubes et limite un protoplasme granuleux ou vacuolaire, au milieu duquel on n'aperçoit, en général, qu'un

légniées (Comptes rendus de l'Académie des sciences, t. CVIII, 1889, p. 687); Marcus Hartog : *Some problems of reproduction* (Quaterly journal of microsc. science, v. XXXIII, p. 1-79, 1892) ; J.-E. Humphrey : *The Saprolegniaceæ of the united states*, nov. 18, 1892.

(1) O. Hertwig: *Vergleiche der Ei und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für cellulare Streitfragen.* (Arch. f. mikr. Anat., 1890.)

seul noyau. On les trouve souvent au voisinage du noyau de la cellule hospitalière ; ce noyau, par suite de leur contact, peut éprouver certaines déformations. Le parasite arrive ainsi à détourner très avantageusement, à son profit, les produits qu'élaborent les cellules ; toutefois son action ne s'étend pas au loin, car les filaments restent

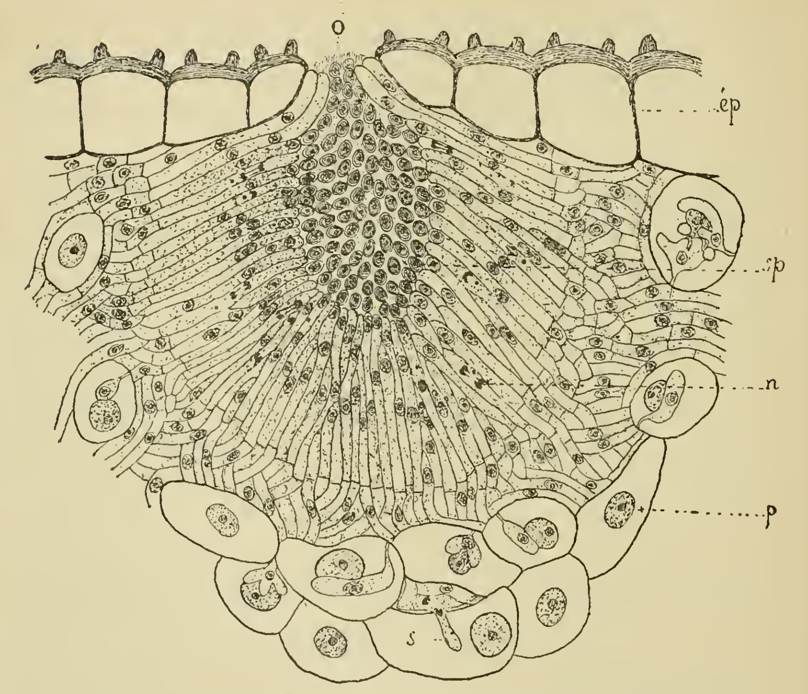


FIG. 2. — Spermogonie de l'*Uromyces Erythronii* (grossissement 500).

d'ordinaire localisés autour des points où se forment les appareils de fructification.

Jusqu'ici, les suçoirs étaient passés presque inaperçus ; or, nous verrons dans la suite de ce travail qu'ils existent dans toutes les espèces qui ont été examinées, aussi nets et aussi bien développés que chez les Péronosporées.

La spermogonie se développe au-dessous de l'épiderme dans les parties parenchymateuses de la plante. A l'en-

droit où elle doit s'établir, les filaments se ramifient et s'entre-croisent un certain nombre de fois, en formant un feutrage hémisphérique qui dissocie les cellules de l'épiderme et du parenchyme (fig. 2, ép, p); de ce feutrage se dressent ensuite, vers le centre, une forêt de tubes droits et parallèles qui présentent à leur base une cloison transversale. Dans ces tubes il existe un protoplasme granuleux ou vacuolaire, dans lequel on trouve un noyau qui a la même structure et la même taille que ceux du mycelium (fig. 2, n) : c'est à l'extrémité de ces tubes que se forment une à une les spermaties.

Voyons maintenant, à un fort grossissement, comment naissent les spermaties (fig. 3). La papille qui va s'isoler et constituer la spermatie, s'établit au sommet du tube ; elle est ovale. Son protoplasme est transparent. Elle est reliée au tube par un petit étranglement (fig. 3, a).

A ce moment, le noyau se déplace et se porte vers la papille ; en même temps, il entre en voie de division. Cette division se fait suivant le mode indirect; le nucléole est abandonné sur le côté et ne tarde pas à disparaître ; les deux chromosomes sont petits, parallèles ou en forme d'X. La division se produit dans le plan perpendiculaire au grand axe, de sorte que le noyau-fille supérieur se trouve en face de l'étranglement ; les deux chromosomes secondaires s'y engagent, et, quand ils sont arrivés dans la spermatie, ils se fusionnent en un seul noyau qui, peu après, reprend sa structure normale (fig. 3, b). Pendant ce temps, l'étranglement se resserre et la spermatie n'est plus rattachée que par un mince pédicule qui finit par se rompre. Dans l'étranglement, il est quelquefois possible de voir de fins trabécules qui réunissent entre eux les chromosomes secondaires (fig. 3,c); mais leur rupture a lieu peu de temps

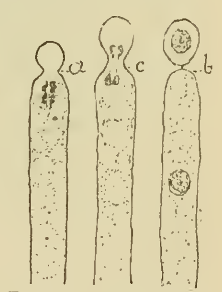


Fig. 3. — Tubes sporifères isolés de l'*Uromyces Erythronii* (grossissement 900).

après. D'après ce qui précède, on voit qu'il n'entre dans la spermatie qu'un seul noyau.

Le noyau-fille inférieur revient à l'état de repos ; lorsqu'une seconde papille se formera au-dessous de la première, il subira une nouvelle bipartition. Il se forme de la manière qui vient d'être indiquée un certain nombre de spermaties, mais chacune d'elles n'emporte qu'un seul noyau qui peut se diviser plus tard.

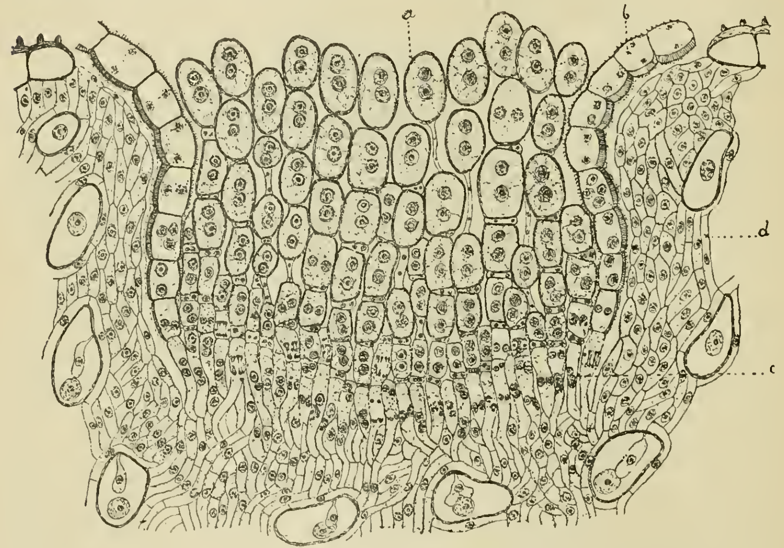


FIG. 4. — Ecide de l'*Uromyces Erythronii* (grossissement 450). Réd. 1/3.

Les mêmes phénomènes se répètent pour tous les tubes, si bien qu'au bout de peu de temps la cavité de la spermogonie est complètement remplie de spermaties (fig. 2, sp), qui s'échappent plus tard par l'ouverture du sommet (fig. 2, o). Elles sont sphériques ou elliptiques et réunies entre elles par une matière de nature mucilagineuse; leur membrane mince et incolore limite un hyaloplasme au centre duquel se trouve un noyau nucléolé.

L'ouverture de la spermogonie est garnie de poils stériles qui ne dépassent pas l'épiderme.

L'écide a la forme d'une corbeille (fig. 4); elle comprend deux parties: une partie centrale sporifère (fig. 4, a), une partie périphérique stérile qui enveloppe les spores (fig. 4, b): elle est désignée sous le nom de pseudo-peridium. A la base, on distingue de nombreux tubes qui se dressent en touffe serrée contre les cellules du mésophylle (fig. 4, c). Ces tubes contiennent deux noyaux à réseau chromatique lâche, entourés d'un protoplasme dense; ils sont légèrement renflés au sommet; c'est à l'extrémité de ces tubes ou filaments sporifères que se forment, suivant le procédé que nous allons indiquer, au centre les écidiospores, à la périphérie les cellules du pseudo-peridium.

Considérons, par exemple, le filament sporifère isolément et voyons à un fort grossissement comment se forment les écidiospores à son extrémité. A cet effet, les noyaux qui, jusqu'ici, occupaient une position quelconque, se placent côte à côte dans le même plan horizontal et se divisent perpendiculairement à l'axe du filament (fig. 5, p). Le processus de leur division est le même que dans les cellules du thalle ou les spermogonies; mais à ce stade du développement, au lieu d'un seul noyau, on en a deux qui se divisent parallèlement.

Les nucléoles expulsés du noyau restent au voisinage des figures karyokinétiques; ils sont gros et vacuolaires. Les quatre noyaux-filles qui résultent de cette double division sont d'abord petits (fig. 5, l); mais ils augmentent rapidement de volume en passant à l'état de repos. Les deux supérieurs se portent au sommet légèrement renflé du filament et s'isolent à l'aide d'une cloison transversale pour former une cellule à deux noyaux ou cellule-mère de l'écidiospore (fig. 5, b), les deux autres restent dans le filament (fig. 5, a). Ces derniers se divisent une seconde fois pour former, comme précédemment, une deuxième cellule-mère qui refoule la première; puis il s'en produira une troisième, et ainsi de suite. La cellule-mère (fig. 5, c, m) divise à son

tour ses noyaux chacun en deux autres qu'une cloison oblique ou transversale isole : les deux inférieurs dans une petite cellule (fig. 5, d, n), les deux supérieurs dans une grande cellule (fig. 5, e, o). Les mêmes phénomènes se produisent dans les autres filaments. Il s'établit ainsi à l'extrémité de chacun d'eux un chapelet de cellules qui sont alternativement petites et grandes et qui restent ordinairement superposées les unes au-dessus des autres durant quelque temps.

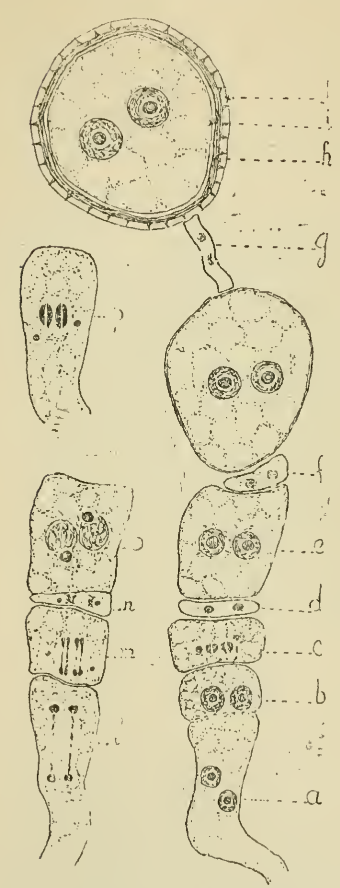


Fig. 5. — Filaments sporifères isolés de l'*Uromyces Erythronii* (1500).

La petite cellule (fig. 5, d, f, g, n) correspond à la cellule intercalaire des auteurs ; ses noyaux deviennent très petits et finissent bientôt par disparaître avec le protoplasme. Elle s'aplatit ou s'allonge et constitue, comme nous le verrons plus loin, un organe ayant la même origine que le pédicelle de l'urédospore ou de certaines téleutospores.

La grande cellule, au contraire, grossit ; elle devient l'écidiospore ; les noyaux augmentent de volume et se placent côte à côte au centre de l'écidiospore. Les nucléoles sont gros et vacuolaires : ils se montrent quelquefois sur le côté (fig. 5, o). Le protoplasme se dispose en un réseau dont les mailles sont remplies de globules oléagineux.

Les jeunes écidiospores restent réunies en chapelet à

l'extrémité de chaque filament ; mais arrivées à maturité, elles deviennent libres à l'intérieur de l'écide par gélification des cellules intercalaires. L'écidiospore montre, à ce moment, une membrane externe (fig. 5, h) qui se colore en bleu sous l'influence d'un mélange d'acide phénique et d'hématoxyline de Grenacher, excepté aux points correspondants aux pores. Cette membrane se couvre de fines épines qui restent comprises dans la membrane primitive incolore qui s'est dilatée pour suivre le développement de l'écidiospore (fig. 5, j). A l'intérieur, le protoplasme reste entouré d'une membrane très mince (fig. 5, i) que l'on désigne sous le nom d'endospore, par opposition à celui d'exospore que porte la membrane cutinisée.

Le nombre des pores, si les écidiospores n'ont pas germé, est souvent difficile à préciser ; on peut toutefois les mettre directement en évidence, sans avoir recours à la germination, en traitant les écidiospores par un mélange d'eau anilinée et de fuschine d'Altman ; après coloration intense, on les écrase entre deux lames de verre et on les examine ensuite dans la glycérine. A l'aide de ce procédé, nous avons compté douze pores germinatifs disposés irrégulièrement autour de l'écidiospore.

Les cellules du pseudo-peridium (fig. 4, b) se développent comme les cellules-mères des écidiospores de bas en haut. Le filament basilaire fournit à chacune de ces cellules deux noyaux qui, généralement, restent indivis ; cependant il arrive parfois que la division se continue sur l'un ou même sur les deux à la fois, ce qui donne naissance à des cellules contenant 3 ou 4 noyaux ; mais il n'y a pas division de la cellule comme lors de la formation des écidiospores. La cellule-mère donne directement ici les cellules du pseudo-peridium, lesquelles en s'unissant entre elles latéralement constituent une enveloppe continue autour des écidiospores. La paroi externe de ces cellules s'épaissit fortement, elle est traversée par de nombreux pores

très fins ; la paroi interne, au contraire, reste mince et ne présente que de très petites aspérités. Autour de chacune de ces cellules, on trouve encore les restes de la membrane primitive qui est alors très mince et qui reste incolore sous l'influence de l'hématoxyline. Les noyaux perdent peu à peu leur chromatine sans se fusionner et se réduisent à un globule à contour indécis, contre la paroi, au milieu de quelques granulations protoplasmiques.

Le corps tout entier de l'écide en se développant refoule l'épiderme de la plante au dehors et l'oblige à se déchirer. A ce moment, la paroi externe des cellules du pseudo-peridium se contracte, une large déchirure se produit au sommet. Les écidiospores devenues libres prennent une forme sphérique ou elliptique.

De chaque côté du corps de l'écide (fig. 4, d), il existe de nombreux filaments stériles qui viennent en aide pour la dissociation des tissus.

Les écidiospores semées à la surface de l'eau germent au bout de quelques heures : on voit sortir par l'un des pores un filament dans lequel le protoplasme passe entièrement, entraînant avec lui les deux noyaux de la spore (fig. 6). Ces derniers s'engagent l'un après l'autre dans le pore germinatif ; dans ce passage, ils s'étirent comme le ferait une masse visqueuse, le nucléole étant placé en arrière (fig. 6, A). Il arrive aussi que la substance nucléaire se déroule en un cordon variqueux qui reste à cet état jusqu'au moment de la division (fig. 6, B). On constate assez facilement au milieu de ce cordon, devenu libre, un étranglement. Il est probable, dans ces conditions, qu'il se coupe en deux tronçons ou chromosomes. M. Van Bambeke (1) décrit et figure de semblables noyaux déroulés chez les Insectes. Il les rapporte à des déformations. Ici cet aspect

(1) Van Bambeke : *loc. cit.*, p. 355-57, pl. XIII, fig. 31.

précède la division. Le plus souvent, après s'être étirés, les noyaux reviennent à leur forme primitive, et comme

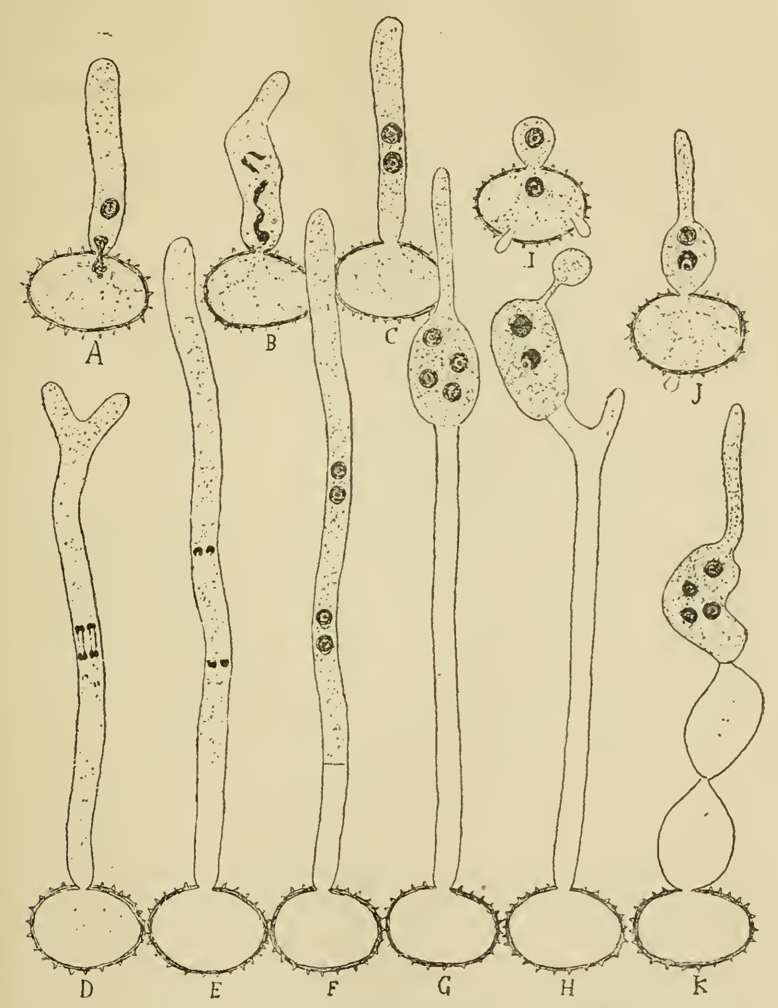


FIG. 6. — Germinations : écidiospores de l'*Uromyces Erythronii* (grossissement 700).

leur diamètre est presque aussi grand que celui du tube, ils sont superposés (fig. 6, C) ; mais au moment d'accomplir leur division, ils se contractent et prennent place au

même niveau (fig. 6, D). La division s'effectue en présentant les mêmes caractères que dans l'écide. Les noyaux-filles forment deux couples qui s'écartent progressivement de l'équateur (fig. 6, E); ils prennent bientôt les caractères des noyaux à l'état de repos et se superposent comme précédemment (fig. 6, F).

Il est probable qu'un peu plus tard, il se formera au milieu une cloison isolant les deux couples ; cependant elle a échappé à notre observation.

Nous voyons donc que les noyaux du mycelium, dérivant de l'écide, sont d'origine différente et qu'ils appartiennent à deux séries parallèles. Ce sont ces noyaux ainsi différenciés qui, après un certain nombre de générations, vont fournir ceux de la téleutospore. Dans cette espèce, on ne connaît pas la forme urédospore.

Le protoplasme du filament, de granuleux qu'il était au début de la germination, devient en peu de temps vacuolaire et chemine en laissant derrière lui des cloisons (fig. 6, F). Quelquefois le filament se ramifie (fig.6, D) ou se renfle à son extrémité en une petite vésicule qui reçoit le protoplasme et les noyaux (fig. 6, G, A). Cette vésicule est de forme variable; elle émet à son tour un mince filament ou une seconde vésicule. Elle renferme d'ordinaire deux ou quatre noyaux, plongés dans un protoplasme granuleux. D'autres fois, la vésicule s'établit au contact même de l'écidiospore sur le filament qui reçoit les noyaux (fig. 6, I, J) ; car, indépendamment de celui-ci, il s'en développe quelquefois deux ou trois sur d'autres points, mais qui restent rudimentaires. Dans ce dernier cas, il peut se former plusieurs vésicules à la suite les unes des autres placées dans des plans différents, ce qui rend difficile l'étude de la germination (fig. 6, K). Les filaments germinatifs, quels qu'ils soient, donnent d'abord naissance à un mycelium qui se recouvre plus tard de téleutospores.

En résumé, nous venons d'établir, dans cette espèce, la

manière dont se comporte le noyau dans la spermogonie et l'écide; il sera intéressant de le suivre dans l'urédospore et la téleutospore. Les espèces qui vont suivre nous permettront de compléter cette étude.

Uromyces Betæ Pers.

L'*Uromyces Betæ* vit sur les feuilles de la *Betterave;* il se prête bien à l'étude de l'urédospore.

Le mycelium qui produit cette fructification a déjà été décrit dans une note que nous avons publiée, il y a deux ans, dans le *Botaniste* (1); nous ne ferons donc que rappeler ici, en les complétant, les principaux détails de sa structure.

Il est formé d'articles qui renferment deux noyaux sphériques ou elliptiques; ces noyaux sont tantôt groupés par deux, tantôt séparés; dans les granulations chromatiques, on distingue un petit nucléole (fig. 7).

La division des noyaux, dans les articles terminaux, s'effectue en même temps, et les différents stades des figures karyokinétiques sont les mêmes que chez l'*Uromyces Erythronii*. Plus tard, entre les deux paires de noyaux-filles, il se forme une cloison. Le résultat de cette division est donc la formation d'articles intercalaires à deux noyaux. Après la division, les noyaux sont plus petits, mais ils ne tardent pas à atteindre leur grosseur normale, en même temps que dans chaque masse chromatique, qui est alors devenue granuleuse, il apparaît un nucléole.

Les suçoirs sont simples ou ramifiés, ils peuvent être aussi enroulés en tire-bouchon. Dans quelques cas, leur membrane est sensiblement plus épaisse que celle des tubes intercellulaires et limite un protoplasme vacuolaire dans lequel on trouve deux noyaux. Comme les suçoirs de

(1) Sappin-Trouffy : *Les suçoirs chez les Urédinées* (loc. cit.).

l'*Uromyces Erythronii*, ils se mettent en contact avec les noyaux des cellules hospitalières, les étreignent souvent solidement (fig. 7, s) et les déforment.

Les sores occupent les deux faces de la feuille ; ils s'établissent entre le parenchyme et l'épiderme sur un massif

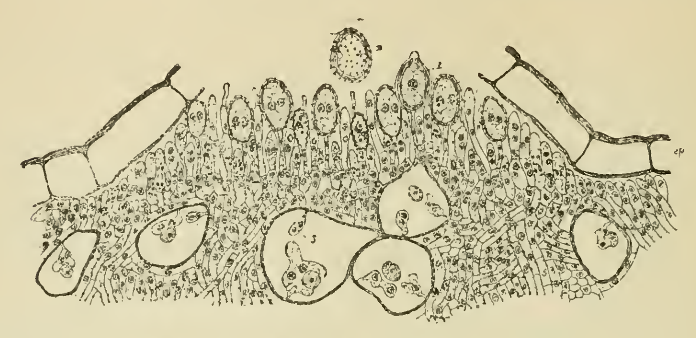


FIG. 7. — Sore de l'*Uromyces Betæ* (grossissement 450). Réduction 1/2.

de jeunes cellules qui se colorent fortement sous l'influence des réactifs : c'est de l'assise supérieure de ce massif que se dressent les différents tubes qui vont donner naissance aux urédospores. Cette assise est formée de cellules à diamètre un peu élargi contenant deux noyaux.

Pour obtenir la série complète des états de développement de l'urédospore, il faut examiner les taches dans lesquelles l'épiderme vient d'être rompu ; on trouve alors sur les coupes transversales de feuille des urédospores mûres et des urédospores en voie de formation ; en les comparant entre elles, on a tous les stades du développement.

Le début de l'urédospore est un tube étroit et granuleux qui s'établit à la surface d'une des cellules de l'assise supérieure (fig. 8, a). Au moment de la formation du tube, les noyaux de la cellule génératrice se divisent simultanément, comme dans le mycelium, chacun en deux autres ; les deux supérieurs s'engagent dans la papille qu'une cloison transversale isole, les deux inférieurs

restent dans la cellule génératrice (fig. 8, b). Pendant cette double division de noyaux, les chromosomes restent très rapprochés, mais il nous a été facile de voir néanmoins que chaque noyau-fille résultait de l'union de deux chromosomes secondaires. La figure ci-dessous est démonstrative. Les deux noyaux du tube subissent une dernière bipartition accompagnée de la formation d'une cloison délimitant le pédicelle de la spore (fig. 8, c, d) : spore et

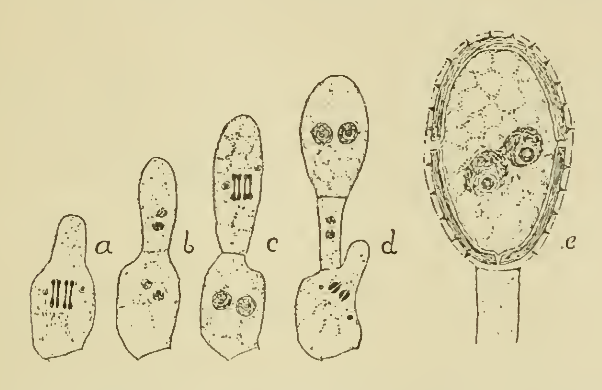


FIG. 8. — Divers stades de formation de l'urédospore de l'*Uromyces Betæ* (grossissement 1200).

pédicelle ont donc chacun deux noyaux. Les noyaux de la cellule génératrice se divisent à leur tour ; il se forme, comme précédemment, une seconde spore à côté de la première ; il peut même s'en former une troisième, etc. Les mêmes phénomènes se répètent ainsi du centre à la périphérie ; alors l'épiderme, poussé par l'ensemble de ces jeunes urédospores, se déchire et les urédospores se montrent à l'extérieur en refoulant de plus en plus sur les côtés les lambeaux de l'épiderme (fig. 7, ép).

Nous voyons donc, par ce qui précède, que chaque cellule génératrice peut fournir plusieurs spores par division répétée de ses noyaux, comme cela a lieu dans les filaments fertiles de l'écide, avec cette différence, toutefois, que la cellule génératrice, au lieu de se fragmenter

à son sommet pour donner des spores en série, produit ici des papilles à sa surface. Nous pouvons remarquer, en outre, que les noyaux, dans ces deux appareils, jouent le même rôle, le pédicelle de l'urédospore correspond à la cellule intercalaire de l'écide.

Les paraphyses (fig. 7, p), qui se développent entre les urédospores, représentent des urédospores atrophiées et ne se cutinisent pas : elles renferment deux petits noyaux plongés dans un protoplasme à grandes vacuoles. Comme les urédospores, elles possèdent une cloison à leur base.

L'urédospore présente à considérer deux parties : la spore et son pédicelle. Dans la spore, les nucléoles deviennent très gros et vacuolaires ; ils abandonnent parfois la chromatine pour se montrer sur le côté, de telle sorte que le noyau semble être formé de deux masses : c'est ce qui nous avait fait dire, dans une de nos premières notes (1), que l'urédospore, dans cette espèce, pouvait renfermer jusqu'à quatre noyaux. Le protoplasme, dans lequel se trouvent ces noyaux, est réticulé à la surface, mais ce réseau disparaît de bonne heure en même temps que la spore se cutinise. A la maturité, les nucléoles rentrent dans le réseau chromatique et se placent souvent sur le côté; la chromatine se dispose régulièrement et le contour du noyau est alors très net. Les deux noyaux occupent, dans la spore, des positions quelconques et sont reliés à la paroi par un protoplasme à larges mailles. La spore s'entoure d'une forte membrane qui se colore par les réactifs de la cutine : les pores toutefois font exception ; ils sont au nombre de quatre, placés suivant l'équateur (fig. 7, u). Les autres détails rappellent ce que nous avons dit plus haut pour l'écidiospore.

Le pédicelle a une mince membrane qui limite un

(1) Dangeard et Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (loc. cit.).

protoplasme vacuolaire et peu abondant; les noyaux expulsent bientôt leurs nucléoles et deviennent très petits. Puis la spore se détache, par gélification, au sommet du pédicelle.

Les téleutospores (fig. 7, t) sont le siège de phénomènes identiques à ceux que nous allons décrire dans l'espèce suivante.

Uromyces striatus Schw.

Cette espèce se développe sur les feuilles de *Medicago sativa*, à la surface desquelles elle produit des sores contenant d'abord des urédospores, ensuite des téleutospores. Les écides et les spermogonies se rencontrent sur *Euphorbia Cyparissias ;* nous ne décrirons que la téleutospore.

La figure 9 nous montre l'épiderme de la feuille déchiré et rejeté sur les côtés par les téleutospores, les cellules du mésophylle dissociées par les filaments mycéliens qui se cloisonnent et se ramifient abondamment sur ce point; les articles ont deux noyaux; les suçoirs sont pédiculés, allongés, coudés, et, comme les articles, ils sont plurinucléés.

La téleutospore a une origine identique à celle de l'urédospore de l'*Uromyces Betæ;* mais la signification, dans le développement, est toute différente, ainsi qu'en témoignent les phénomènes dont elle est le siège.

Chaque téleutospore est unicellulaire; elle contient à l'état jeune deux noyaux nucléolés, plongés dans un protoplasme à larges mailles. Ces deux noyaux se portent bientôt au contact en prenant une forme allongée, et les noyaux restent ainsi longtemps en présence sans se pénétrer. C'est en employant le procédé d'écrasement dans le collodion avec coloration à l'hématoxyline phéniquée que nous sommes arrivé à nous assurer que, dans la téleutospore mûre, il n'y avait qu'un seul noyau nucléolé de forme sphérique, situé au milieu d'un protoplasme devenu

finement réticulé. Cette fusion, qui se produit sans exception dans chaque téleutospore, doit être considérée comme une véritable fécondation : nous en donnerons la preuve dans nos conclusions générales.

Dans les espèces de ce genre, la téleutospore est dépourvue d'ornementation à sa surface; elle a une paroi qui se laisse difficilement pénétrer par les réactifs ; on y remarque les mêmes enveloppes que dans une écidiospore.



FIG. 9. — *Uromyces striatus* : téleutospores (grossissement 450). Réd. 1/4.

Seulement l'exospore est ici plus épaisse et ne présente, au sommet, qu'un seul pore germinatif.

Le pédicelle devient étroit et long, tout en gardant sa paroi très mince ;. à l'intérieur, on trouve deux petits noyaux superposés avec quelques granulations de protoplasme : il se gélifie en un point (fig. 9, g) voisin de son extrémité.

Uromyces Rumicis Schum.

Dans l'*Uromyces Rumicis*, on ne connaît que deux sortes de fructifications : l'urédospore et la téleutospore. Nous avons récolté cette espèce au mois de novembre sur les feuilles du *Rumex Patientia*.

Le thalle a la même structure que dans l'*Uromyces Betæ*, les suçoirs ont également des formes très variées : ils

peuvent être enroulés en tire-bouchon; d'autres fois, ils sont rameux ou renflés à leur extrémité.

L'urédospore peut être piriforme ou sphérique ; elle a le même développement et la même structure que celle de l'*Uromyces Betæ*. Le pédicelle est plus long et plus grêle ; la surface est généralement plus finement échinulée ; les pores germinatifs sont placés au voisinage du sommet. Les paraphyses sont nombreuses et cylindriques ; elles perdent de bonne heure leur contenu et deviennent transparentes. La téleutospore offre la même structure que celle de l'*Uromyces striatus* que nous venons d'étudier.

Uromyces Ficariæ Schum.

L'*Uromyces Ficariæ* produit surtout des téleutospores et peu d'urédospores ; c'est pour ce motif, sans doute, que ces dernières ont échappé à l'examen de la plupart des observateurs. Nous l'avons récolté au mois d'avril sur *Ficaria Ranunculoïdes*, où les fructifications produisent des excroissances sur les feuilles et les pétioles.

La section transversale d'un pétiole, passant par un sore (fig. 10), montre de nombreux corps irréguliers développés à l'intérieur d'une cavité hémisphérique dont l'ensemble constitue un sore mixte de couleur brune, composé principalement de téleutospores. Les cellules du parenchyme et de l'épiderme sont dissociées par la convergence des filaments qui concourent à la formation des cellules génératrices des deux sortes de spores.

Les noyaux sont au nombre de deux par article ; ils sont elliptiques ; leur contour est régulier ; leur division est synchronique et facile à observer : elle s'effectue au même niveau, ou si le filament est trop étroit, lés deux figures karyokinétiques sont légèrement déviées dans un plan oblique au grand axe du tube.

Les deux chromosomes qui sont confondus dans le

noyau à l'état de repos, sous forme de petites granulations, deviennent au moment de la karyokinèse d'une grande netteté. Les figures karyokinétiques se forment comme dans les espèces que nous venons d'étudier. A l'anaphase, elles ont la forme de deux haltères fendues longitudinalement en deux moitiés; plus tard, les quatre noyaux-filles se séparent en deux groupes, puis, entre chaque groupe il apparaît une



FIG. 10. — *Uromyces Ficariæ* : Urédospores et téleutospores (grossissement 450). Réd. 1/4.

cloison. Le thalle est donc nettement différencié ; les noyaux, qui vont former la téleutospore, seront séparés par un très grand nombre de générations du point d'origine.

Les suçoirs sont peu rétrécis à leur base ; de plus, ils se pelotonnent autour du noyau de la cellule hospitalière, ce qui leur donne un aspect très complexe (fig. 10, s).

La genèse des spores est la même que dans l'*Ur. Betæ*. Au début de la formation du sore, le contour de l'urédospore et de la téleutospore est anguleux, par suite de la pression que ces corps exercent les uns sur les autres ; mais, quand l'épiderme est déchiré, le développement se fait librement et leur forme est régulière.

Les urédospores (fig. 10, u) se distinguent des téleutospores (fig. 10, t) par leur surface qui est finement échinulée et par la présence de deux à quatre pores germinatifs, disposés irrégulièrement dans l'exospore.

Nous ajouterons enfin quelques renseignements sur une dernière espèce, l'*Ur. Geranii*, où l'étude du noyau est d'une grande facilité.

Uromyces Geranii D. C.

Les noyaux du mycelium sont groupés par deux et leur contour est exactement sphérique; les suçoirs présentent beaucoup de netteté. En ce qui a trait à la téleutospore, on observe les mêmes phénomènes de fusion que dans les espèces précédentes. Les noyaux qui se fusionnent appartiennent à deux séries parallèles et sont entiers. Nous avons dit précédemment ce que nous pensions de cette fusion : nous ferons connaître plus loin les phénomènes qui l'accompagnent.

CHAPITRE II.

GENRE PUCCINIA PERS.

Ce genre est caractérisé par des téleutospores pédicellées, indépendantes, et formées de deux cellules superposées dont chacune est munie d'un pore germinatif. Nos recherches ont porté sur les espèces suivantes : *P. Graminis*, *P. coronata*, *P. Rubigo-vera*, *P. Porri*, *P. Violæ*, *P. Liliacearum*, *P. Menthæ*, *P. Fusca*, *P. Poarum*, *P. Caricis*, *P. Polygoni*, *P. Buxi*, *P. Malvacearum*.

Puccinia Graminis Pers.

Cette espèce est un des parasites les plus répandus et les plus nuisibles à l'agriculture ; il accomplit le premier cycle de son développement sur le *Berberis vulgaris* et le second sur diverses céréales, telles que le Blé, l'Orge, l'Avoine, le Seigle, etc.

De nombreux travaux ont été faits pour déterminer sa véritable nature et, parmi les plus importants, nous devons citer ceux de Tulasne (1) et de de Bary (2). Le premier a étudié la structure de l'urédospore et de la téleutospore ; le second a établi son hétérœcie. Enfin, Brefeld a obtenu la germination des spermaties dans des liquides nutritifs spéciaux, appropriés à la nature du champignon (3).

Toute la partie morphologique étant bien connue, nous nous sommes attaché à la structure intime du mycelium et

(1) Tulasne. *Loc. cit.*
(2) A. de Bary, *id.*
(3) Brefeld. Heft IX.

des quatre appareils de fructification. Nous avons fourni, au sujet du mycelium, il y a deux ans, les renseignements suivants qui ont été observés sur un pied d'Avoine.

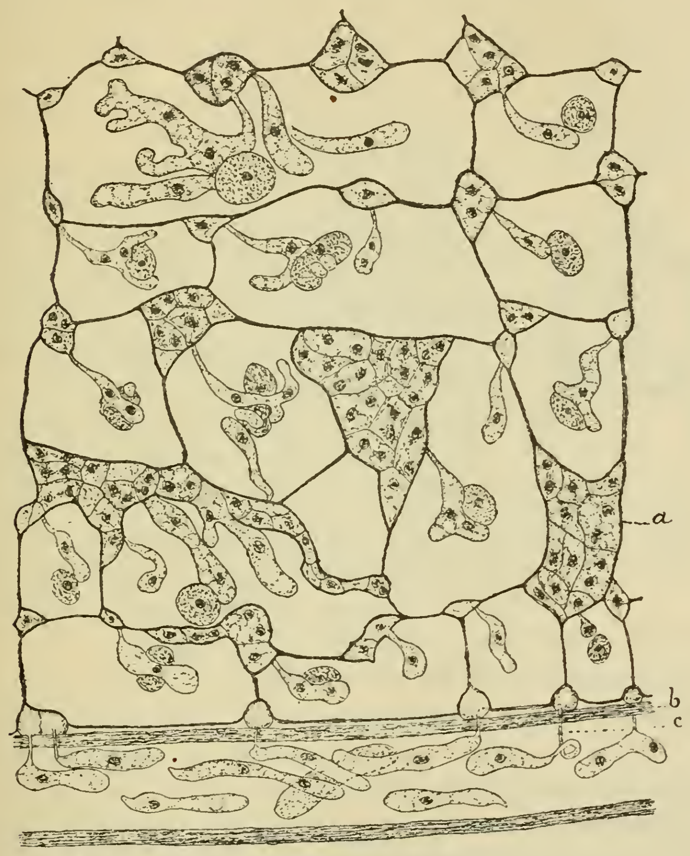


FIG. 11. — Mycelium du *Puc. Graminis* sur une tige d'Avoine (grossissement 600).

« Les filaments mycéliens sont entièrement localisés dans les régions parenchymateuses de la plante » (fig. 20); ils parcourent les espaces intercellulaires, qu'ils élargissent en s'insinuant entre les deux feuillets primitivement accolés des membranes cellulaires (fig. 11, a); « on n'en trouve pas dans les faisceaux libéro-ligneux, ni dans les cellules sclérifiées ; néanmoins on doit faire exception pour

les suçoirs qui traversent la première rangée des cellules de sclérenchyme confinant au parenchyme (fig. 11, b). Les noyaux des filaments végétatifs sont petits et constitués par un hyaloplasme qui renferme de fines granulations de chromatine, ce qui rend difficile l'observation du nucléole. Ces noyaux se rencontrent fréquemment à l'état de division ; il y en a deux par cellule.

Les suçoirs sont très nombreux et remplissent souvent la cavité des cellules hospitalières ; ils renferment un protoplasme granuleux ou vacuolaire avec un ou deux noyaux. Ils ont différentes formes suivant qu'on les examine dans les cellules de parenchyme ou dans les fibres de sclérenchyme.

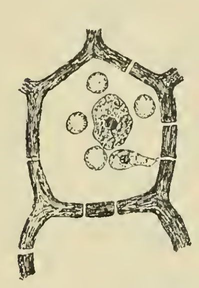


Fig. 12. — Section transversale d'une fibre de sclérenchyme (grossissement 900).

Dans le premier cas, leur diamètre est variable : ils peuvent être droits, courbes, contournés ou ramifiés en deux ou trois branches qui embrassent plus ou moins fortement le noyau de la cellule hospitalière ; dans le second, au contraire, ils affectent, en général, une forme de bâtonnet.

Leur diamètre est sensiblement égal à celui des tubes ; le pédicule présente, dans quelques cas, une cloison à sa base (fig. 11, c). La figure 12 nous montre la coupe transversale d'une cellule de sclérenchyme dont le noyau se trouve entouré par les suçoirs se trouvant à ce niveau. Le noyau de la cellule hospitalière est souvent déformé par ce contact et prend des formes variables. »

Sur le *Berberis vulgaris* (fig. 13 et 14), les noyaux du mycelium ont sensiblement la même structure que sur le pied d'Avoine ; cependant ils ont moins d'affinité pour l'hématoxyline ; leur division se fait isolément jusqu'au moment de la formation de l'écide où, à partir du sommet des filaments fertiles, on trouve deux noyaux qui se divisent en même temps et au même niveau Cette double

division, qui a pour effet de fournir à l'écidiospore deux noyaux d'origine différente, se retrouve plus tard dans le mycelium qui produit l'urédospore et jusque dans la téleutospore. Comme chaque division simple ou double est

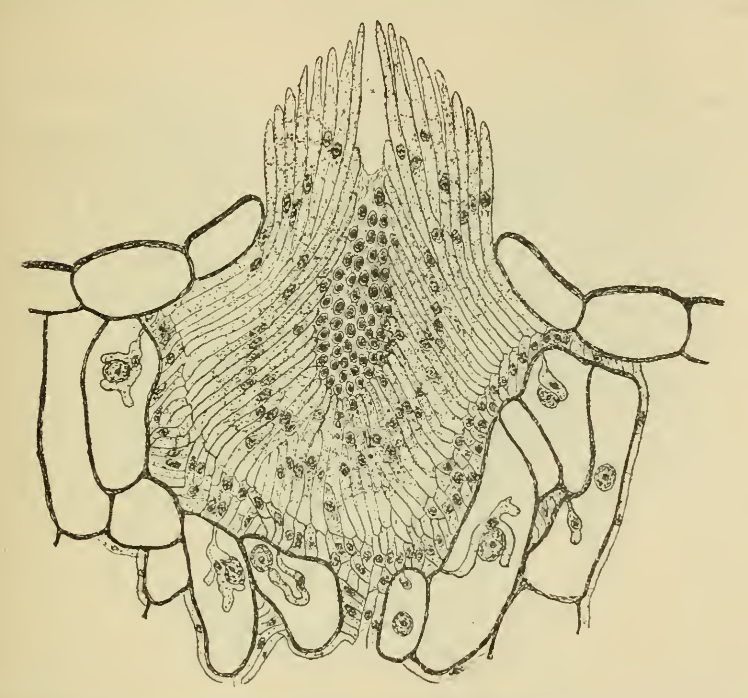


FIG. 13. — Spermogonie du *Puc. Graminis* (grossissement 510).

accompagnée de la formation d'une cloison, il en résulte nécessairement que les cellules intercalaires ont d'abord un, puis deux noyaux.

La spermogonie a la forme d'une bouteille dont la paroi serait formée par un feutrage très fin de filaments mycéliens duquel partent un grand nombre de tubes qui se dirigent vers la partie centrale de l'organe. Ceux de ces tubes qui s'implantent à la partie supérieure de la spermogonie sortent au dehors sous forme d'un pinceau délicat et restent stériles ; les autres engendrent les spores.

Les chromosomes du noyau générateur sont très petits, ils sont tantôt parallèles au grand axe, tantôt en forme d'X; leur scission paraît se faire à l'équateur. Les spermaties se forment une à une à l'extrémité du tube fructifère par étranglement, emportant chaque fois, comme nous

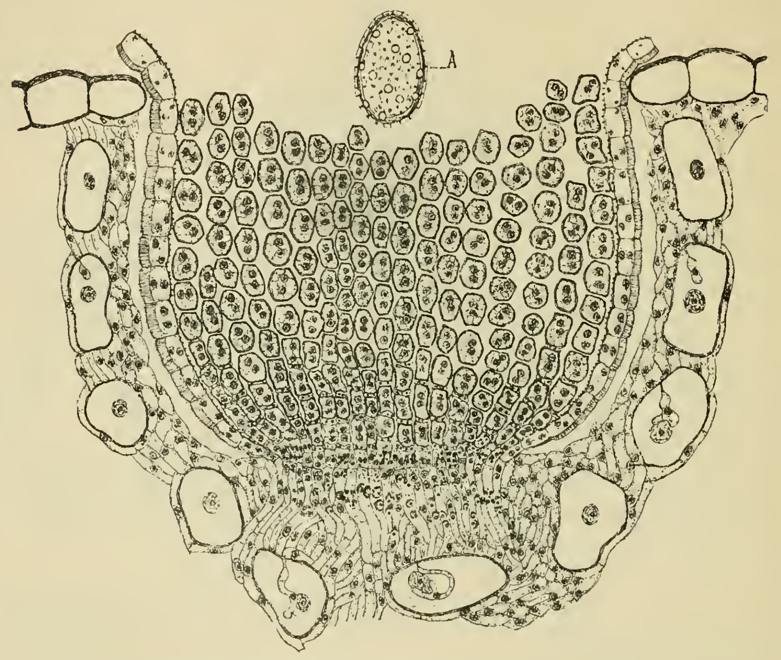


FIG. 14. — Ecide du *Puc. Graminis* (grossissement 510). A, écidiospore (grossissement 850). Réd. 1/3.

l'avons déjà vu chez l'*Ur. Erythronii*, un noyau-fille. Elles restent quelque temps unies en chapelet au sommet du tube, puis elles s'en séparent et s'accumulent en grand nombre dans la cavité de la spermogonie. Enfin, elles sont rejetées au dehors dans une masse mucilagineuse et incolore; elles sont très petites, sphériques ou elliptiques; leurs noyaux ont la même taille et la même structure que ceux du mycelium.

L'écide a une forme typique, elle est un peu plus profonde que chez l'*Uromyces Erythronii* (fig. 14). Les spores

sont également plus petites et se détachent en séries très régulières à l'extrémité des filaments sporifères. Elles sont d'abord polyédriques par pression réciproque, puis, quand elles sont devenues libres, leur forme devient sphérique ou ovale (fig. 14, A). Les cellules intercalaires for-

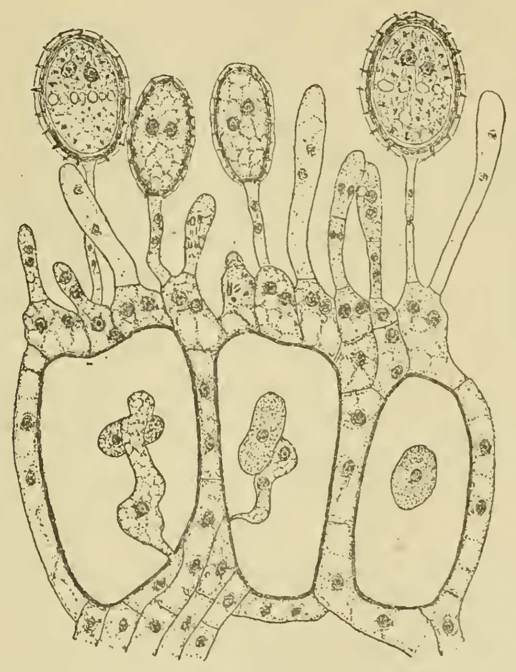


Fig. 15. — Portion de sore : urédospores du *Puc. Graminis* (grossissement 700).

ment entre les plus jeunes de petits disques très minces qui se gélifient de bonne heure. Les cellules du pseudoperidium forment une enveloppe très régulière autour des spores, elles se détachent, ainsi qu'on peut le voir, avec beaucoup de netteté. A la maturité, chaque écidiospore possède deux noyaux nucléolés, très rapprochés, qui restent ainsi placés sans subir aucune fusion.

Les urédospores et les téleutospores se montrent sur les feuilles et les tiges de graminées sous la forme de taches ou sores linéaires. Cette disposition est due aux

fibres de sclérenchyme qui accompagnent les faisceaux libéro-ligneux et qui empêchent le mycelium de s'étendre en largeur (fig. 20).

Les urédospores sont entremêlées de paraphyses cylindriques ; elles s'établissent au-dessous de l'épiderme qu'elles déchirent et se dispersent par gélification de l'extrémité du pédicelle. Nous avons fait de nombreux essais pour trouver la nature de cette gelée, en suivant les méthodes indiquées par M. Mangin (1) pour la détermination des composés pectiques et de la callose, mais nous n'avons obtenu aucun résultat. La figure 15 indique la *marche* des noyaux dans la formation des spores : elle est la même que dans l'*Ur. Betæ*. Elle montre également deux suçoirs en contact avec les noyaux des cellules hospitalières.

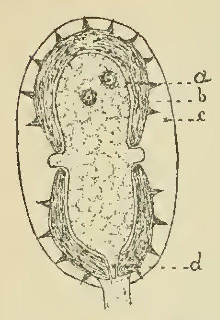


Fig. 16. — Urédospore isolée du *Puc. Graminis* (grossissement 1300).

Quand on colore les coupes au bleu de méthyle ou d'aniline et qu'on les examine à un fort grossissement, l'urédospore se présente sous la forme d'une cellule ovale entourée de trois enveloppes (fig. 16) : une interne (*a*), l'endospore qui se colore fortement en bleu et qui pénètre quelquefois dans les pores entourant le protoplasme qui s'y avance ; une externe (*b*), l'exospore épaissie dans les régions polaires et pourvue à l'équateur de cinq à huit pores germinatifs ; cette dernière est recouverte par la membrane primitive du tube (*c*) qui s'est dilatée et dans laquelle restent comprises les épines de l'exospore.

Le contenu est formé d'un protoplasme finement réticulé portant à sa partie supérieure deux noyaux à réseau chromatique lâche. A la base, on distingue encore, dans

(1) Mangin : *Bulletin de la Société botanique de France*, 1891, p. 176.

l'exospore, une sorte de petit canal (*d*) destiné à faciliter le passage des matières de réserve venant du mycelium à travers le pédicelle.

Dans l'exposé de la germination de l'urédospore, de Bary a fait une étude très complète du filament germinatif et de sa pénétration dans les tissus de la plante hospitalière ; nous ne nous occuperons ici que de la structure histologique de ces germinations. Les urédospores, qui nous ont servi pour cette étude, ont été cueillies au mois d'août sur des pieds d'Orge.

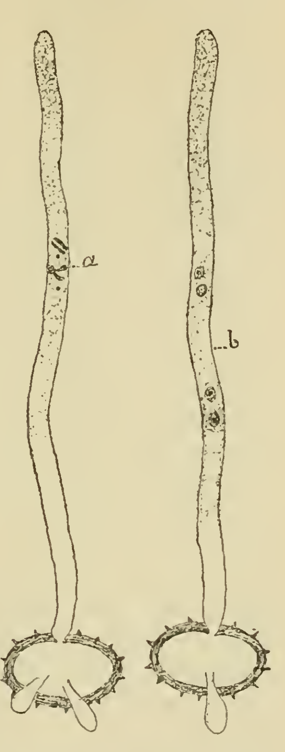


Fig. 17. — Urédospores du *Puc. Graminis* : germinations (grossissement 450).

Nos cultures ont été obtenues en semant simplement les urédospores à la surface de cuvettes remplies d'eau. Au bout de quelques heures on observe déjà quelques germinations ; nous les avons suivies pendant deux jours, fixant ces germinations à tous les stades au moyen de l'alcool à 95°.

Dans ces cultures, elles changent à peine de forme ; le protoplasme, sous l'influence de l'humidité, se gonfle et pénètre dans les pores entouré de l'endospore. Il peut y avoir émission de plusieurs papilles, mais une seule se développe normalement en tube. Les deux noyaux passent ensuite dans ce tube et y cheminent à peu de distance l'un de l'autre ; leur division a lieu comme dans le filament germinatif de l'écidiospore. La substance chromatique de chaque noyau se sépare en deux chromosomes parallèles ou en forme de V (fig. 17, a). Au stade suivant, les quatre chromosomes sont au même niveau, ils sont pa-

rallèles deux à deux au grand axe du tube. Bientôt chacun d'eux s'étirant suivant la ligne des pôles, leur scission a lieu vers l'équateur. Les chromosomes secondaires, arrivés aux pôles, s'unissent deux à deux et les quatre noyaux-filles qui résultent de cette union se séparent en deux couples (fig. 17, b). On trouve ainsi des filaments avec quatre noyaux groupés par deux, sans trace de séparation.

Le tube continue de s'allonger et reste presque toujours simple; l'urédospore se vide peu à peu, le protoplasme se porte à l'extrémité du filament en laissant souvent derrière lui une ou deux cloisons. La croissance du filament se trouvait vite arrêtée, car les circonstances dans lesquelles nous pouvions bien l'observer sont trop différentes de celles qui, seules, la pouvaient entretenir. Il faudrait, en effet, qu'elle eût lieu dans des solutions nutritives artificielles appropriées à la nature du parasite ou à travers le parenchyme d'une plante vivante.

Le filament germinatif ne se présente pas toujours sous cet état de simplicité ; il arrive souvent qu'il forme à son extrémité une vésicule ovoïde ou irrégulière qui attire à elle, comme dans l'*Uromyces Erythronii*, tout le protoplasme avec les noyaux du filament (fig. 18). Cette vésicule, en même temps qu'elle épaissit sa paroi, se sépare du filament qui lui a donné naissance par une cloison à sa base (fig. 18, c, e, f, g). Quelquefois le filament continue de s'allonger au delà de cette vésicule en conservant la même direction, avant que tous les noyaux y soient arrivés et qu'une cloison soit établie au-dessous (fig. 18, d). Mais il arrive très souvent que cette vésicule met fin à la première végétation et qu'elle en commence une nouvelle en produisant soit une seconde vésicule (fig. 8, e), soit un filament simple (fig. 18, d) ou divisé en deux ou trois rameaux (fig. 18, f). On remarque encore que cette vésicule peut se produire au contact même de la spore.

Ces vésicules, dont la membrane est plus épaisse que

celle du tube générateur, ne contiennent d'abord que les deux noyaux venus de l'urédospore, mais bientôt ceux-ci entrent en voie de division et en donnent quatre nouveaux.

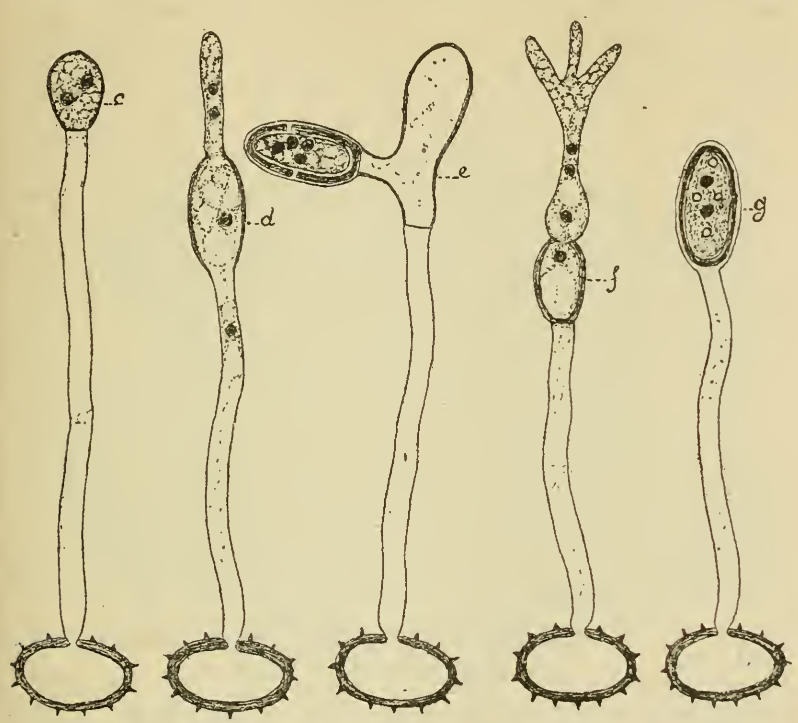


FIG. 18. — Urédospores du *Puc. Graminis*: germinations (suite) (grossissement 450).

C'est ainsi que l'on rencontre souvent ces formations avec deux ou quatre noyaux : nous avons vu très nettement ces noyaux en traitant nos germinations par l'hématoxyline ou le bleu d'aniline, les examinant ensuite dans la glycérine après avoir un peu déshydraté.

De plus, l'action de l'iode sur ces germinations nous a donné, comme dans les asques (1), une très belle coloration bleue dans la membrane des vésicules. Le bleu d'aniline

(1) Consulter Van Tieghem. *Traité général de Botanique.*

nous a permis également de voir très distinctement un certain nombre de pores dans leur paroi (fig. 18, e, g). Celle-ci se laisse diviser en trois couches ; l'interne et l'externe ne se colorent pas au moyen des réactifs énumérés plus haut ; seule, la couche moyenne se colore fortement en bleu par l'iode, ce qui nous indique que cette région est formée d'une substance voisine de l'amidon.



Fig. 19. — Urédospore du *Puc. Graminis* : germination (suite) (grossissement 450).

Cette transformation de la membrane mitoyenne commence au sommet (fig. 19) et descend peu à peu jusque dans la cloison qui sépare le renflement du filament générateur. Cet épaississement n'est pas uniforme au début ; l'action de l'iode nous montre, en effet, des points beaucoup plus colorés en bleu que d'autres, mais, à complète formation, l'épaisseur de cette couche est uniforme.

Les téleutospores apparaissent vers la fin de la végétation ; elles sont bi-cellulaires et leurs deux cellules forment ensemble un corps elliptique dont les extrémités sont légèrement effilées (fig. 20). Dans cette espèce, elles ne sont pas accompagnées de paraphyses, et, quand l'épiderme est déchiré, elles s'étalent à l'extérieur en forme d'éventail.

L'action du parasite sur la tige de l'Avoine est très restreinte, car le mycelium ne peut s'étendre librement qu'en longueur ; il est bordé en profondeur et sur les côtés par une gaine hémisphérique de fibres de sclérenchyme (fig. 20, a).

Le développement de la Puccinie rappelle, au point de vue de la division des noyaux, ce qu'on observe dans l'Uromyces. Il se complète ensuite par une seconde bipartition transversale et simultanée des noyaux de la spore avec formation d'une cloison au milieu (fig. 21, A). On obtient ainsi une téleutospore à deux loges.

Dans cette formation, toutes les divisions se succèdent avec un intervalle de repos, par conséquent, il n'y a aucune réduction de la substance chromatique.

Les noyaux augmentent rapidement de volume, les nucléoles grossissent dans les mêmes proportions. Dans chaque loge, on observe les mêmes phénomènes de fusion

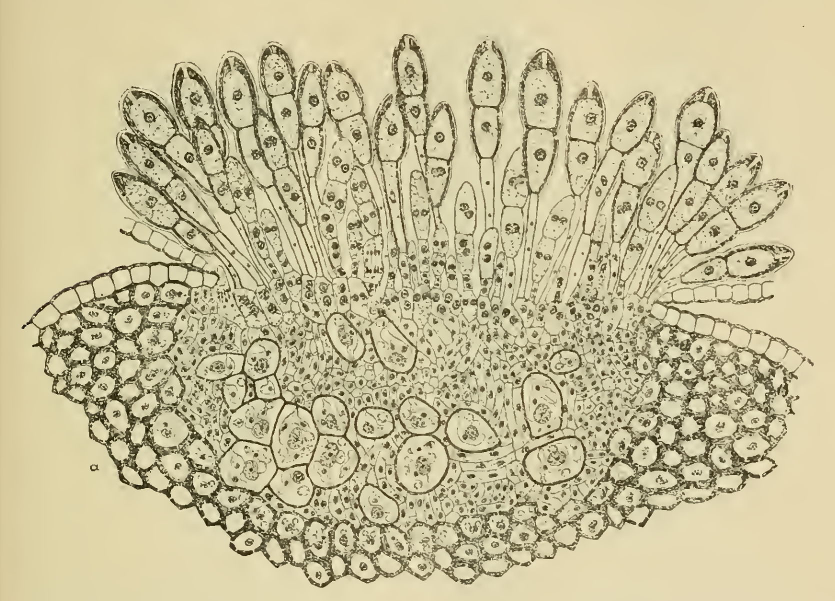


FIG. 20. — Téleutospores du *Puc. Graminis* : section transversale d'un sore (grossissement 450). Réd. 1/3.

que chez les *Uromyces* (fig. 21, b) ; pour cela, les deux noyaux se placent très près l'un de l'autre et les membranes nucléaires disparaissent ; les deux nucléoles se fusionnent en un seul, alors que les deux masses chromatiques rejoignent leur bord pour entourer ce nucléole unique.

Après la fusion, une membrane nucléaire apparaît à la périphérie, la chromatine se dispose en un réseau régulier et l'ensemble du noyau sexuel prend un aspect spongieux. Ce noyau occupe généralement le centre de la cellule, son contour est sphérique.

Pendant ce temps, la téleutospore se crée une enveloppe cutinisée, ou exospore, qui s'épaissit fortement au sommet. Le protoplasme resserre peu à peu ses mailles et reste enveloppé par l'endospore. A la maturité, les deux loges sont en outre recouvertes, comme dans les autres spores, par la membrane primitive du tube. Le pédicelle est per-

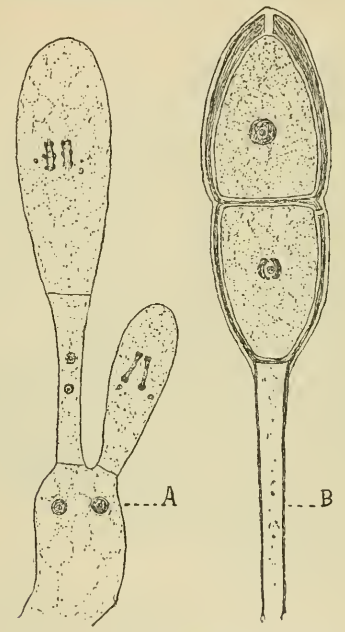


Fig. 21. — Téleutospores isolées du *Puc. Graminis* (grossissement 1200).

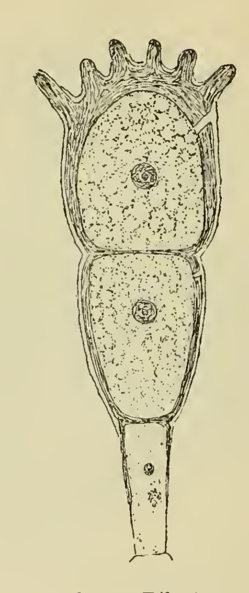


Fig. 22. — Téleutospore du *Puc. coronata* (grossissement 1200).

sistant, ses noyaux et son protoplasme disparaissent. Les pores germinatifs occupent la position indiquée par Tulasne : le pore de la loge supérieure est placé au sommet, celui de la loge inférieure vient immédiatement au-dessous de la cloison de séparation.

Puccinia coronata Corda.

Sur le même pied d'Avoine, nous avons trouvé, à côté du *Puccinia Graminis*, des sores entièrement constitués par des téleutospores de *Puccinia coronata*.

Les téleutospores ont un court pédicelle et portent au sommet une couronne de digitations qui servent à les caractériser (fig. 22).

La biologie de cette espèce a fait également l'objet des recherches de de Bary. Ce savant a prouvé que l'*Æcidium Rhamni,* qui se développe sur la Bourdaine et le Nerprun, représentait la première forme de ce champignon.

La téleutospore est le siège des mêmes phénomènes de fécondation que celle du *Puccinia Graminis ;* quant au mycelium, il n'offre aucun caractère de distinction.

Puccinia Rubigo-vera D. C.

Nous avons récolté cette espèce au mois de juillet sur les tiges et les feuilles du *Lycopsis arvensis* où elle avait produit des écides et des spermogonies. Les urédospores

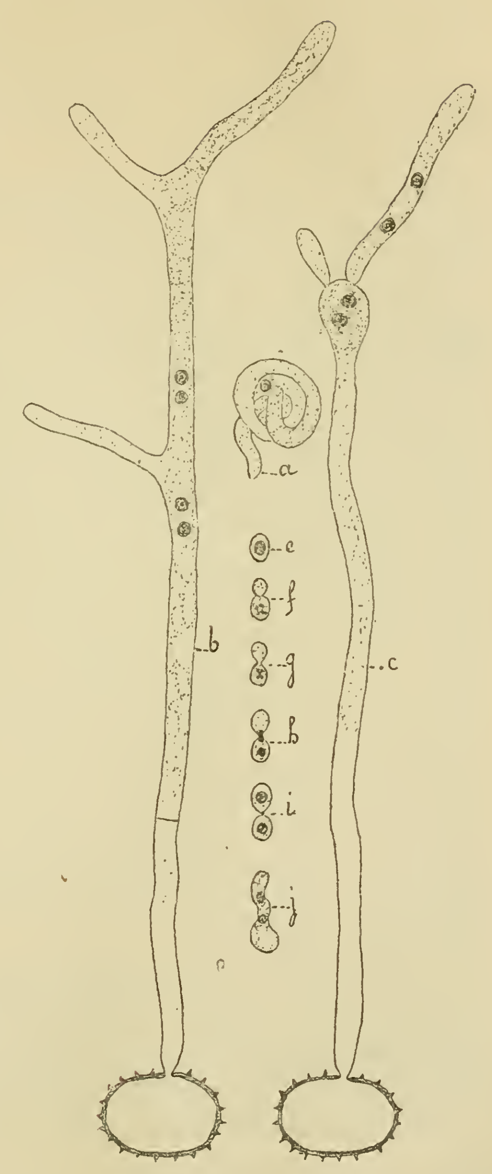


Fig. 23. — *Puc. Rubigo-vera* : *a*, suçoir ; *e*, *f*, *g*, *h*, *i*, *j*, spermaties en voie de germination (grossissement 850) ; *c*, *b*, filaments germinatifs de deux écidiospores (grossissement 450).

et les téleutospores se développent, d'après les observations de de Bary, sur le Seigle, l'Avoine, l'Orge, etc.

La spermogonie, l'écide, ainsi que le mycelium qui les produit, ont les mêmes caractères histologiques que chez le *Puccinia Graminis.*

Les suçoirs (fig. 23, *a*) sont pelotonnés et difficiles à mettre en évidence à cause du contenu granuleux que renferment les cellules malades.

L'écidiospore en germant donne rarement plus d'un filament qui s'étend rapidement en longueur. Les noyaux sortent l'un après l'autre de la spore et se portent dans le filament au milieu des granulations protoplasmiques. Leur division est synchronique et s'effectue au même niveau du tube. Le protoplasme, dans sa marche en avant, abandonne derrière lui une ou deux cloisons qui l'isolent du reste du tube (fig. 23, *b*). Le filament reste ordinairement simple, droit ou contourné en spirale ; cependant il peut aussi, dans quelques cas, se partager en deux ou trois branches presque égales ou produire à son extrémité un petit renflement (fig. 23, *c*) qui attire à lui le protoplasme et les noyaux, et qui devient le centre d'un nouveau développement, ainsi que nous l'avons déjà indiqué dans d'autres espèces. Quand la spore s'est vidée de son contenu, le tégument laisse facilement entrevoir les 12 pores germinatifs correspondant à autant de parties faiblement saillantes.

La germination des spermaties s'obtient plus difficilement ; elle ne peut avoir lieu qu'au moyen de liquides nutritifs appropriés à leur nature ; cela tient, sans doute, au peu de réserves qu'elles renferment.

Tulasne (1), ne pouvant les faire germer, regardait ces

(1) Tulasne. Comptes rendus de l'Académie des sciences, t. XXXII, 1852.

corpuscules comme des organes mâles. M. Cornu (1) est le premier auteur qui a constaté que ces corps germaient par un procédé analogue à celui des levures. Plus tard, M. Brefeld (2), s'appliquant à l'étude des mêmes objets, les a vus produire de petits filaments contenant des gouttelettes oléagineuses colorées en rouge orangé, caractéristiques d'un grand nombre d'Urédinées. Nous-même, après plusieurs essais infructueux, nous avons réussi à faire germer les spermaties de l'espèce que nous étudions, en les plaçant dans le suc cellulaire de la plante hospitalière de laquelle nous l'avons extrait en comprimant énergiquement les tissus. Au bout de 24 heures, nous avons fixé ces germinations à l'alcool à 95°. Nous les avons ensuite colorées au moyen d'un mélange de phénol et d'hématoxyline, avec examen dans la glycérine, afin d'éviter toute contraction. Il nous a été possible de la sorte de connaître les principaux détails histologiques de ces germinations. Toutefois, la matière mucilagineuse dans laquelle elles sont plongées, empêche leur isolement et rend, par suite, leur examen très difficile.

Pendant la germination, la spermatie conserve sa forme elliptique (fig. 23, *e*), elle augmente de volume, son protoplasme devient vacuolaire ; en même temps on voit apparaître à l'un des foyers une petite papille (fig. 23, *f*). Cette papille est reliée à la cellule-mère par un étranglement (fig. 23, *g*). A ce moment, le noyau de la cellule-mère, jusqu'ici unique, se divise dans le plan perpendiculaire à la ligne des foyers, de sorte que l'un des noyaux-filles se trouve tourné du côté de l'étranglement ; il s'y engage en s'étirant (fig. 23, *h*), et, arrivé dans la papille, il reprend sa structure normale (fig. 23, *i*). Enfin

(1) M. Cornu : *Reproduction des Ascomycètes* (Annales des sciences naturelles, 6e série, t. III, 1876).

(2) Brefeld. *Loc. cit.*

l'étranglement en se resserrant interrompt toute communication entre la spore-mère et la spore-fille, lesquelles contiennent chacune un noyau. Ce processus de germination est identique à celui des levures (1) ; le noyau y joue le même rôle.

D'autres fois, la spermatie produit un mince filament (fig. 23, *j*) qui reçoit le protoplasme et les deux noyaux provenant de la division. Il est probable qu'un peu plus tard, il se formera au milieu une cloison médiane délimitant deux nouvelles cellules uninucléées. Ainsi comprise, la germination de la spermatie n'amène aucune modification dans la marche du noyau. Elle est donc absolument différente de celle de l'écidiospore et de l'urédospore.

FIG. 24. — *Puc. Porri* : mésospores (grossissement 510).

Puccinia Porri Sow.

Les articles du thalle ont deux noyaux qui se divisent

(1) Dangeard : *Le Botaniste*, 3e série, 6e fasc., p. 283, 1894.

au même moment ; chacun d'eux possède deux chromosomes. Les suçoirs ont des formes variables (fig. 24) ; ils peuvent être fourchus, recourbés, droits ou renflés en massue.

L'urédospore a deux noyaux ; sa paroi est percée de 8 pores germinatifs, sa surface est finement échinulée ; par exception, comme nous l'avons déjà fait remarquer, les urédospores (fig. 24) peuvent se former à l'intérieur des tissus de la plante hospitalière et donner naissance à des mésospores qui ont la même structure que les précédentes.

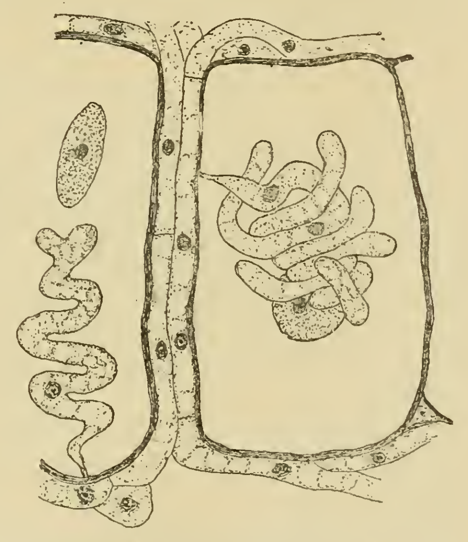


FIG. 25. — Mycelium et suçoirs du *Puc. Violæ* (grossissement 700).

Puccinia Violæ Schum.

Nous avons rencontré cette espèce au mois de mai sur *Viola tricolor*, où elle n'avait développé que des écides.

Le thalle a beaucoup d'analogie avec celui de l'espèce précédente ; les articles ont quelquefois deux noyaux.

Les suçoirs (fig. 25) présentent une structure particulière et très intéressante, tant au point de vue de leur forme qui est très complexe, qu'au point de vue de leurs relations étroites avec le noyau de la cellule hospitalière. Ils sont enroulés un certain nombre de fois autour du noyau de la cellule hospitalière, ou bien contournés en hélice. La forme et le développement de l'écide sont les mêmes que chez le *P. Graminis*.

Les écidiospores sont relativement grosses ; elles sont sphériques, ovales et échinulées ; la paroi présente un certain nombre de pores difficiles à mettre en évidence.

Les noyaux sont toujours bien distincts ; les nucléoles se trouvent quelquefois placés sur le côté de la substance chromatique ; mais ces corps ne sauraient être pris pour des élaïoplastes, ainsi que le pense M. Rosen (1). A maturité, ils sont toujours ramenés à l'intérieur de chacun des noyaux d'où ils dérivent.

Puccinia Liliacearum Duby.

Nous avons étudié dans cette espèce la spermogonie et la téleutospore ; la forme écide est très rare.

Les noyaux ont généralement deux chromosomes (2) ; cependant on en trouve qui ne présentent qu'une simple masse chromatique qui s'étire dans la direction du grand axe, comme s'il s'agissait d'un seul chromosome, mais avec un volume deux fois plus grand de substance chromatique. Les deux chromosomes restent unis durant toute la division. Quand les chromosomes sont séparés, leur scission a lieu, comme ailleurs, vers l'équateur par étranglement.

Dans le mycelium et la spermogonie, la division se produit isolément comme chez l'*Uromyces Erythronii ;* elle ne devient double et simultanée qu'au moment de la formation de la téleutospore. Il en résulte que les noyaux des loges ne sont différenciés que par un très petit nombre de générations. De plus, les cellules du mycelium n'ont le plus souvent qu'un seul noyau ; quand il y en a deux, ils

(1) Rosen. *Loc. cit.*

(2) MM. Poirault et Raciborsky n'ont vu dans chaque noyau qu'un seul chromosome qui se fend longitudinalement en deux moitiés ou chromosomes secondaires ; les deux chromosomes secondaires se portent ensuite en sens opposé vers les pôles en subissant un mouvement de bascule.

semblent dériver de la division directe. Cette division se produit dans les cellules intercalaires.

Les noyaux qui se divisent ainsi ne changent pas de coloration ; ils conservent leur aspect granuleux. La substance chromatique s'allonge suivant le grand axe de la cellule et se coupe bientôt en deux fragments qui ne sont plus reliés que par de très fins trabécules. Les fragments qui viennent de se produire peuvent se fragmenter à leur tour, de sorte que l'on trouve quelquefois 3 fragments réunis par des étranglements.

L'étranglement continuant, les fragments deviennent peu à peu entièrement libres. La figure 26 indique ces différents aspects. Cette division est en tout comparable à celle qui se produit dans les cellules âgées des plantes vasculaires ; elle n'amène aucune modification dans la marche du noyau. Le protoplasme reste indivis et devient de plus en plus rare.



FIG. 26. — *Puc. Liliacearum* : division directe du noyau (grossissement 700).

La spermogonie a la même structure que chez le *Puc. Graminis*, seulement les éléments histologiques sont plus gros et plus faciles à observer ; elle s'établit à côté des téleutospores (fig. 27). Les spermaties n'emportent qu'un seul noyau-fille.

Les téleutospores se forment dans le parenchyme de la feuille; elles se montrent à l'extérieur, sous forme de poussière noirâtre, par rupture de l'épiderme. Les sores sont entourés par une sorte de pseudo-parenchyme qui enveloppe les jeunes spores.

Au moment de la fusion des noyaux, les deux masses chromatiques affectent généralement la forme de croissant, les nucléoles étant placés sur le côté ; bientôt les deux masses chromatiques se rapprochent, se pénètrent, entourant les nucléoles qui ne tardent pas à se fondre en un

seul nucléole. Le noyau sexuel devient sphérique et passe à l'état de repos. Pendant ce temps, le protoplasme resserre peu à peu ses mailles et se crée à la périphérie une membrane cutinisée. Les pédicelles sont longs, minces, transparents, leurs noyaux disparaissent. Les téleutospores ne germent qu'au printemps suivant.

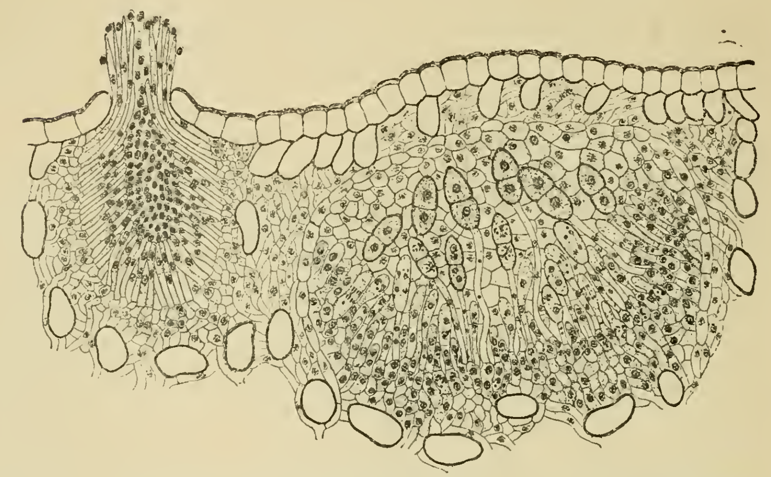


FIG. 27. — Spermogonie et sore à téleutospores du *Puc. Liliacearum* (grossissement 450). Réd. 1/3.

Puccinia Menthæ Pers.

Cette espèce a été récoltée au mois de septembre sur *Mentha piperita* où elle avait produit, sur les tiges et les feuilles, des sores contenant des urédospores et des téleutospores.

Le thalle occupe les parties parenchymateuses de la plante. Les noyaux sont groupés par deux. Les suçoirs sont nombreux et pédiculés ; ils ont souvent la forme d'un utricule.

Les urédospores sont globuleuses ou piriformes : elles contiennent, comme dans les espèces précédentes, deux noyaux nucléolés.

La téleutospore est portée par un long et mince pédicelle qui contient deux petits noyaux. Dans le corps de la téleutospore, on trouve quatre noyaux qui se fusionnent bientôt deux à deux pour ne donner, à maturité, qu'un seul noyau sexuel à chacune des loges.

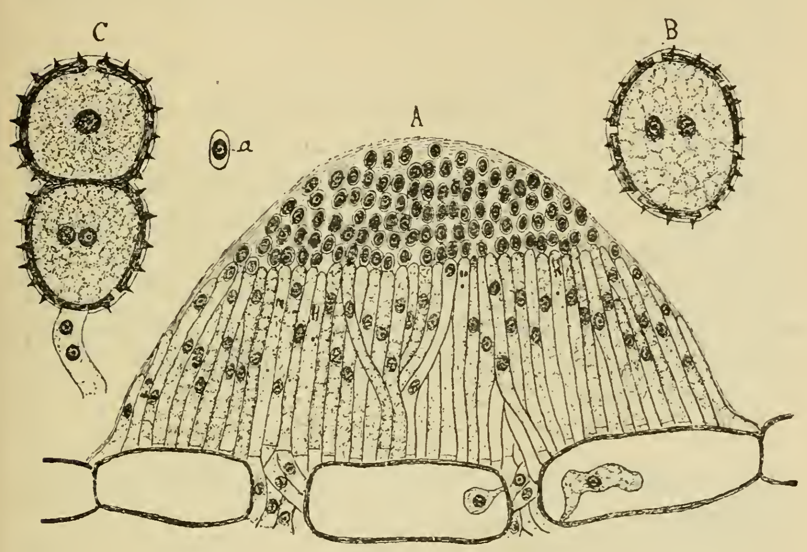


FIG 28. — *Puc. Fusca* : A, spermogonie ; B, écidiospore ; C, téleutospore ; *a*, spermatie (grossissement 850).

Puccinia Fusca Relhan.

Cette espèce est assez commune aux environs de Poitiers sur les feuilles d'*Anemone nemorosa*.

La division du noyau se produit isolément jusqu'au moment de la formation de l'écide et de la téleutospore.

Les noyaux du mycelium sont gros et allongés; les suçoirs ont des formes variables (fig. 28).

Les spermogonies sont petites et coniques (fig. 28, A) ; elles s'établissent au-dessus de l'épiderme. Les spermaties (fig. 28, *a*) sont elliptiques ; le noyau qu'elles renferment apparait dans toute sa netteté.

L'écidiospore (fig. 28, B) a été étudiée par M. Vuillemin qui n'a vu à l'intérieur qu'un seul noyau (1). Il y a là une erreur, car elle renferme au milieu d'un protoplasme vacuolaire toujours deux noyaux bien distincts l'un de l'autre; elle est garnie, comme dans les autres espèces, de fines épines. Dans la paroi, on compte également un certain nombre de pores.

La téleutospore (fig. 28, C) offre des caractères que nous n'avons pas rencontrés jusqu'alors dans nos autres préparations. Elle est formée de deux cellules superposées sphériques, garnies à la surface de fines épines, comme dans l'écidiospore. De plus, ces cellules se séparent facilement l'une de l'autre, ce qui donne à la téleutospore bi-cellulaire un aspect particulier; en outre, les deux noyaux de chaque cellule restent longtemps en présence sans se fusionner, leur pénétration n'est complète qu'à la maturité.

Puccinia Poarum Nielsen.

Les échantillons qui nous ont servi pour cette étude ont été récoltés sur *Tussilago farfara.*

Les filaments mycéliens sont très abondants, ils se pressent contre les cellules du mésophylle de la feuille de manière à se mouler, pour ainsi dire, sur leurs parois en formant à leur surface une sorte de gaufrage. Les noyaux sont isolés et remplissent presque exactement la lumière des tubes.

Les spermogonies ont sensiblement le même aspect et la même structure que chez le *P. Graminis.*

Les écidiospores restent longtemps unies entre elles à l'intérieur de l'écide; elles composent des files de 10 à 11 cellules superposées en ligne droite. Au centre de chaque écidiospore, on distingue deux noyaux très rapprochés, mais qui n'éprouvent aucune fusion; la paroi est percée de

(1) Vuillemin: *Etudes biologiques sur les champignons*, p. 4.

12 pores germinatifs. Les cellules intercalaires sont minces et renferment deux petits noyaux qui ne tardent pas à disparaître. Les cellules du pseudo-peridium sont fortement épaissies à leur face externe, laquelle présente de nombreuses stries transversales ; à l'intérieur, on remarque, comme dans les autres espèces, quelques granulations protoplasmiques et deux noyaux en voie de disparition.

Puccinia Caricis Schum.

Cette espèce se rencontre vers le mois de mai sur *Urtica dioica*.

Le mycelium offre beaucoup d'analogie avec celui de l'espèce que nous venons d'étudier, il nous semble inutile d'y revenir. Dans l'écide, les figures karyokinétiques ont quelquefois la forme d'un V renversé. A la maturité, les écidiospores germent en un filament simple ou bifurqué, dans lequel s'engagent le protoplasme et les noyaux ; ces derniers ne tardent pas à s'y diviser chacun en deux autres. D'autres fois, il se produit une série de renflements séparés par des étranglements, comme dans l'*Uromyces Erythronii*.

Puccinia Polygoni Pers.

Cette espèce de juin à novembre est abondante aux environs de Poitiers sur les feuilles de divers *Polygonum*.

Le mycelium est abondant dans les espaces intercellulaires de la feuille, où il produit sur les deux faces d'abord des urédospores, ensuite des téleutospores.

Les urédospores ont une forme sphérique ou ovale ; elles sont en outre finement échinulées à leur surface. A l'intérieur, on trouve deux noyaux nucléolés qui sont réunis à la face pariétale par des travées de protoplasme ; leur paroi présente généralement 4 pores germinatifs.

Lorsque, à maturité, on les place à la surface de l'eau contenue dans une cuvette, elles germent rapidement en

émettant un tube où se portent le protoplasme et les noyaux. Ceux-ci présentent au moment de leur division chacun deux chromosomes (fig. 29, E) ; leur division est synchronique. Le filament reste généralement simple, mais il arrive qu'il forme quelquefois à son extrémité une petite vésicule

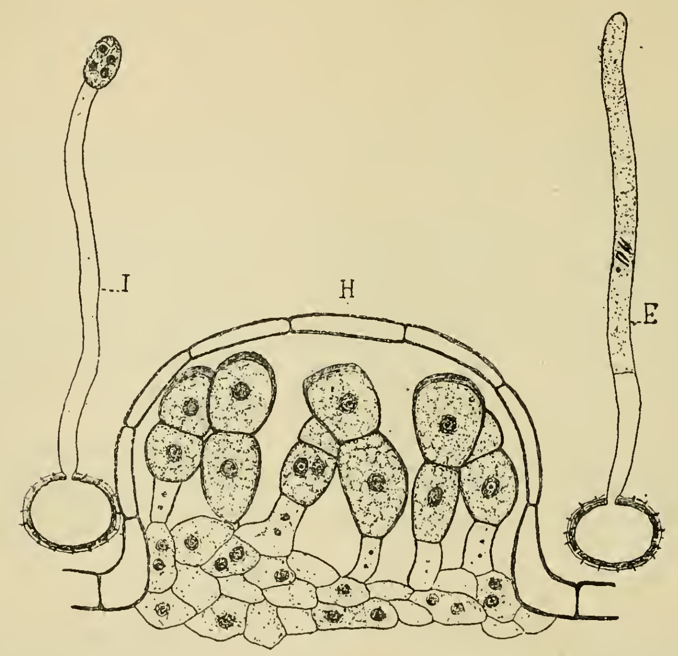


Fig. 29. — *Puc. Polygoni* : E, I, germination de deux urédospores ; H, sore à téleutospores (grossissement 510).

qui devient le centre d'un nouveau développement (fig. 29, I). Cette vésicule renferme ordinairement 4 noyaux. Nous voyons donc par ce qui précède que cette germination rappelle celle de l'*Uromyces Erythronii* et celle du *Puccinia Graminis*.

Les sores qui renferment les téleutospores sont petits (fig. 29, H), souvent même confluents ; ils sont recouverts par l'épiderme de la plante. Après la fécondation, chaque

loge de la téleutospore ne contient qu'un seul noyau sexuel ; le pédicelle reste court et se cutinise.

Puccinia Buxi D. C.

On ne connaît dans cette espèce que la forme téleutospore qui s'établit au mois de mai à la face inférieure des feuilles du *Buxus sempervirens*.

Les noyaux du mycelium apparaissent avec une grande netteté, ils sont allongés et uniques pour chaque cellule.

Les suçoirs sont cylindriques et nombreux, ils se mettent par leur extrémité libre en contact avec le noyau de la cellule hospitalière.

Le développement de la téleutospore n'offre rien de particulier. A l'état jeune, on trouve dans chacune des loges deux noyaux différenciés par deux ou trois générations ; la fusion se produit bientôt, il en résulte qu'à la maturité on n'aperçoit qu'un seul noyau placé au centre du protoplasme de la loge. Les pores, au nombre de deux, occupent la même position que dans le *P. Graminis*. Les pédicelles sont longs, minces et ne subissent aucune cutinisation.

Puccinia Malvacearum Mont.

Cette espèce végète durant toute l'année sur *Malva rotundifolia* et *Althea rosea*. Le froid ne paraît pas arrêter beaucoup sa végétation. Nous l'avons vue, en effet, produire des fructifications, pendant tout l'hiver dernier, sur un pied d'*Althea* qui n'était abrité que par quelques arbrisseaux. Les pustules sont d'abord jaunes, puis brunes, elles sont arrondies sur les feuilles, elliptiques sur les tiges et les pétioles. Jusqu'ici, on ne connaît que la forme téleutospore.

Il n'existe qu'un seul noyau par cellule mycélienne ; mais comme ce noyau est réduit à une simple tache chromatique, il est bien difficile d'étudier sa division.

Les suçoirs (fig. 30, *s*) ont des formes très variables ; ils peuvent être fourchus, spiralés, rameux, utriculaires ou même pelotonnés à l'intérieur des cellules hospitalières.

Le développement ainsi que les phénomènes de fécon-

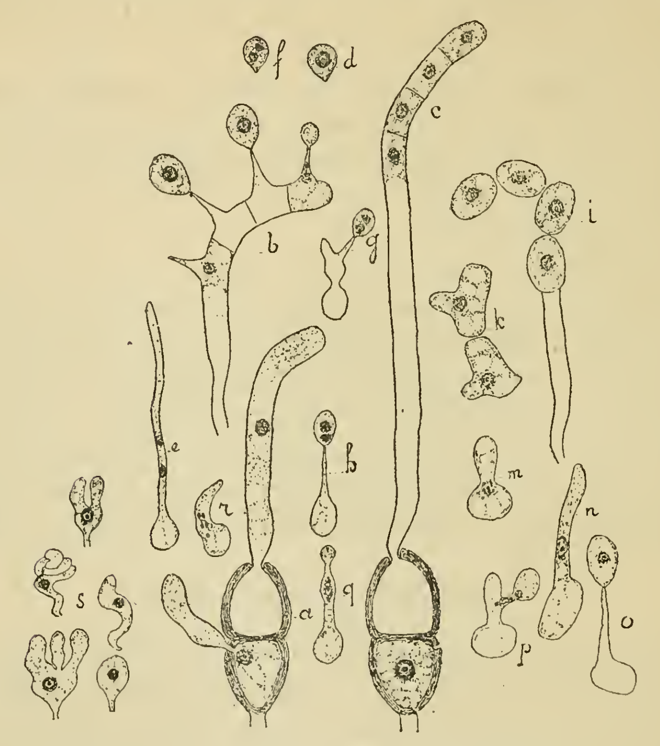


Fig. 30. — *Puc. Malvacearum* (grossissement 510).

dation de la téleutospore sont les mêmes que dans les autres *Puccinia*. La paroi des loges se cutinise sans produire d'épaississement au sommet. Chaque loge est munie d'un pore germinatif occupant la position indiquée sur la figure 30. Le pédicelle est long et transparent ; il présente quelquefois une cloison transversale au-dessous de laquelle se trouvent les deux noyaux.

La germination de la téleutospore a lieu aussitôt la maturité dans une atmosphère humide ou à la surface de l'eau.

Comme nous aurons l'occasion d'étudier avec plus de détail ce mode de germination dans le chapitre suivant, nous nous bornerons à donner ici quelques renseignements préliminaires.

Chaque loge émet un promycelium qui se courbe ordinairement en manière de crosse (fig. 30, *b*, *c*). Ce promycelium reçoit le protoplasme et le noyau sexuel (fig. 30, *a*). Quand ce dernier est arrivé au milieu du tube, il subit deux bipartitions successives; les 4 noyaux qui en résultent se séparent ensuite à l'aide de 3 cloisons (fig. 30, *b*. *c*). Il se forme ainsi 4 cellules uninucléées dont chacune engendre un petit spicule qui se renfle à son extrémité. Le noyau s'y porte en s'étirant et l'on obtient une sporidie qui ne tarde pas à devenir libre. La sporidie (fig. 30, *d*) est une nouvelle plante qui donne tantôt un mince filament (fig. 30, *e*), tantôt un tube effilé ou ramifié portant une sporidie secondaire à deux noyaux (fig. 30, *g*, *h*, *f*, *q*, *r*).

Quand le promycelium est immergé, il se fragmente en 4 cellules elliptiques (fig. 30, *i*) qui fournissent à leur surface une papille (fig. 30, *k*, *m*) se développant plus tard en un tube (fig. 30, *n*) ou en un spicule qui porte une sporidie (fig. 30, *o*, *p*); mais il faut pour cela que le spicule sorte de l'eau.

Si maintenant nous cherchons à généraliser nos observations sur le genre *Puccinia*, il nous est facile de voir que le noyau joue le même rôle que chez les *Uromyces*. Dans chaque espèce, on distingue, au début de la végétation, une division normale à laquelle succède, à un certain moment du développement, une division simultanée qui a pour résultat de fournir des articles à deux noyaux d'origine différente. La fusion des noyaux est la même partout; elle se produit, à la fin de la végétation, dans les cellules de la

téleutospore. Le noyau sexuel passe à l'état de repos et devient susceptible de se diviser deux fois de suite, comme chez les Ustilaginées (1), pour donner les noyaux des quatre nouvelles plantes. Dans le chapitre suivant, nous établirons de quelle façon se produit la division.

(1) Dangeard : *Le Botaniste*, 3e série, 15 janvier 1894.

CHAPITRE III.

GENRE GYMNOSPORANGIUM *HEDWIG.*

Dans les *Gymnosporangium*, les téleutospores sont bicellulaires comme chez les *Puccinia*, mais chaque cellule est munie de deux pores germinatifs placés près de la cloison de séparation ; elles sont de plus unies par une matière gélatineuse provenant de la gélification des pédicelles. On ne connaît pas d'urédospores.

Ces champignons, dont Tulasne (1) a eu le mérite de fixer les principaux caractères, sont actuellement bien connus, grâce aux recherches d'Œrsted (2) ; ce savant a prouvé que les *Restœlia cancellata*, *Restœlia lacerata*, *Restœlia cornuta* représentaient la forme écidienne des *Gym. Sabinæ*, *Gym. clavariæforme*, *Gym. juniperinum*.

Le *Gymnosporangium Sabinæ* et le *Gymnosporangium clavariæforme* sont assez communs aux environs de Poitiers ; ils passent l'hiver l'un sur le *Juniperus Sabina*, l'autre sur le *Juniperus communis*, et causent sur les rameaux qui les portent des déformations et des hypertrophies (fig. 31). Ils fructifient vers le mois d'avril en produisant un grand nombre de téleutospores qui crevassent l'écorce et se montrent à l'extérieur sous forme de petites masses gélatineuses de couleur jaune ou brune. La forme écidienne hétéroïque de ces deux espèces et du *Gym. juniperinum* est

(1) Tulasne. *Ann. des sc. nat.*, t. XIX, 3e série, 1853, p. 205.
(2) Œrsted. *Loc. cit.*

très répandue, en été, dans les départements de la Vienne et de la Creuse ; nous en avons récolté de nombreux échantillons.

Gymnosporangium Sabinæ Dicks. (1).

Nous avons fourni, au sujet de cette espèce, il y a trois ans, les renseignements suivants (2), auxquels nous ajoutons des figures explicatives :

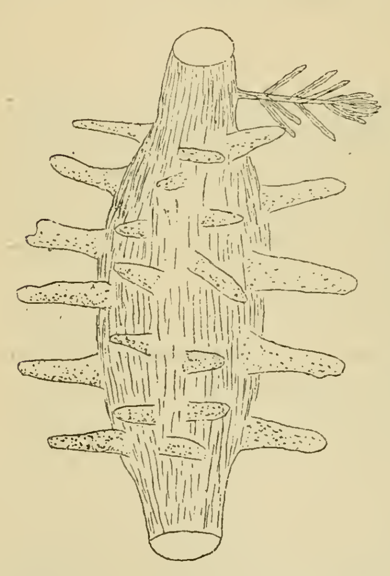


Fig. 31. — Rameau de Juniperus communis attaqué par le gymnosporangium clavariæforme (grandeur naturelle).

« Les téleutospores (fig. 32) naissent sur une couche hyméniale qui diffère très sensiblement par ses propriétés du stroma mycélien sous-jacent; elle prend une coloration différente sous l'action des réactifs; ainsi, avec le bleu de méthyle, par exemple, elle présente une teinte verte, ainsi que les noyaux, alors que les autres parties du mycelium se colorent en bleu; les noyaux sont gros, nucléolés; le protoplasme disposé en un réseau irrégulier, y est abondamment pourvu de matières grasses ; dans le reste du mycelium, les noyaux, au nombre de deux par cellule, sont petits et nucléolés, contrairement à ce que nous avions vu tout d'abord.

(1) Nous devons cette espèce et plusieurs autres à l'obligeance de M. Poirault, professeur à l'Ecole de médecine de Poitiers ; nous le prions de recevoir l'expression de notre reconnaissance.

(2) Sappin-Trouffy. *Loc. cit.*, Comptes rendus, juin 1893.

« Il est nécessaire de remarquer que chaque cellule hyméniale peut fournir deux ou trois téleutospores ; on

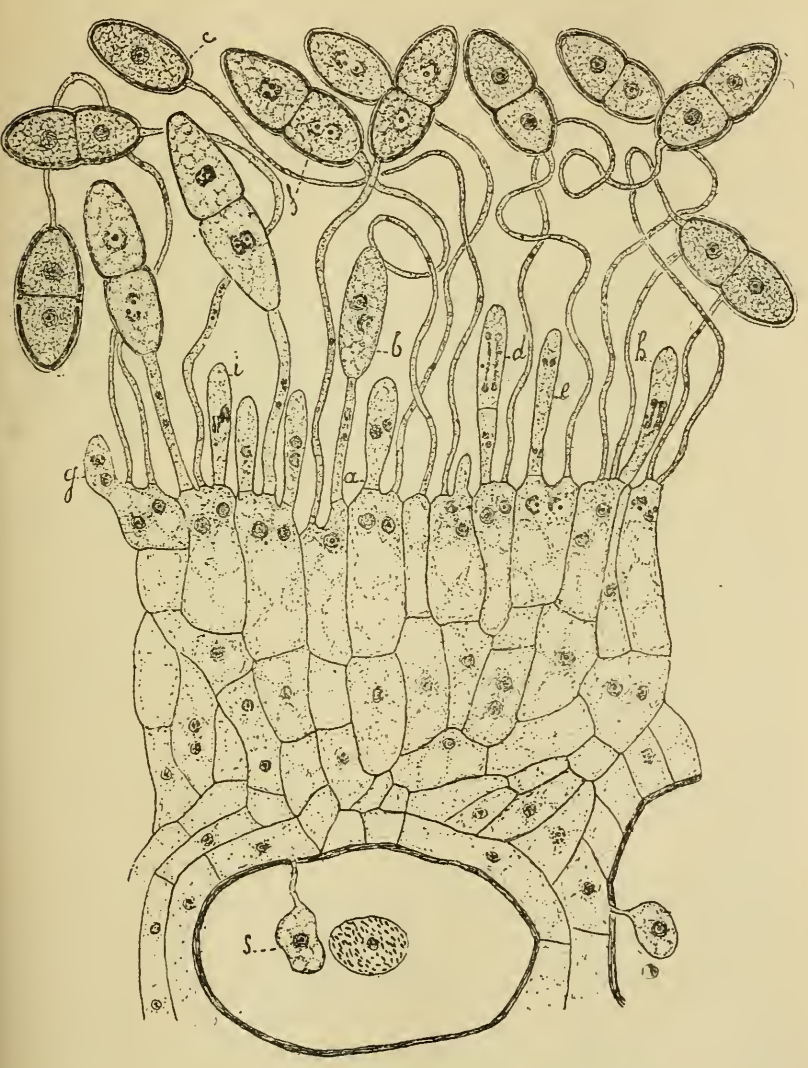


Fig. 32. — *Gymnosporangium Sabinæ* : portion de sore (grossissement 510).

voit, à un certain moment, que cette cellule produit à sa surface une petite papille dans laquelle s'engage un noyau

de la cellule-mère. La papille s'allonge de plus en plus et en même temps divise son unique noyau (depuis, nous avons démontré que les noyaux étaient d'origine différente), puis se sépare de la cellule-mère, à la base, par une cloison (fig. 32, *a*) ; chacun des noyaux subit une nouvelle bipartition (fig. 32, *e*, *i*, *h*) accompagnée de la formation d'une cloison délimitant le pédicelle de la spore (fig. 32, *b*) : spore et pédicelle ont donc chacun deux noyaux. Quelquefois la téleutospore reste à cet état (fig. 32, *c*), elle est unicellulaire; le plus souvent, les deux noyaux subissent une dernière bipartition (fig. 32, *d*) pendant qu'une cloison médiane se forme au milieu. Toutes ces divisions se produisent suivant le mode indirect. La cellule unique ou les deux cellules de la téleutospore ont donc finalement deux noyaux (fig. 32, *f*) ; ce sont ces deux noyaux qui vont se fusionner pendant la pseudo-fécondation.

« Les noyaux de la téleutospore augmentent de volume; les nucléoles, si difficiles à apercevoir dans la période végétative, sont ici très développés et ont un contour très net; pour la fusion, les deux noyaux se placent très près l'un de l'autre, les deux nucléoles se fusionnent en un seul qui devient très gros et alors que les deux masses chromatiques rejoignent leur bord pour entourer ce nucléole unique. Après cette fusion (fig. 33, A), le nucléole tend à reprendre son volume primitif; la chromatine se dispose en un réseau irrégulier et l'ensemble du noyau prend un aspect spongieux; son contour est sphérique et il occupe généralement le centre de la cellule; le protoplasme qui l'environne est disposé en un réseau plus fin.

« Les téleutospores, plongées dans une substance gélatineuse de couleur jaunâtre, ne tardent pas, lorsqu'elles sont humectées, à entrer en germination ; au bout de 12 h., on en observe déjà un certain nombre à divers états ; nous allons indiquer comment les choses se passent.

« Les téleutospores simples possèdent 4 pores (fig. 33, B),

la téleutospore bi-cellulaire en a deux à chaque cellule (fig. 33, C) ; lors de la germination, le protoplasme se gonflant proémine en papille à chacun des pores (fig. 33, B,C); mais comme le noyau, unique par pseudo-fécondation, ne se divise pas dans la téleutospore, il n'y a qu'une papille

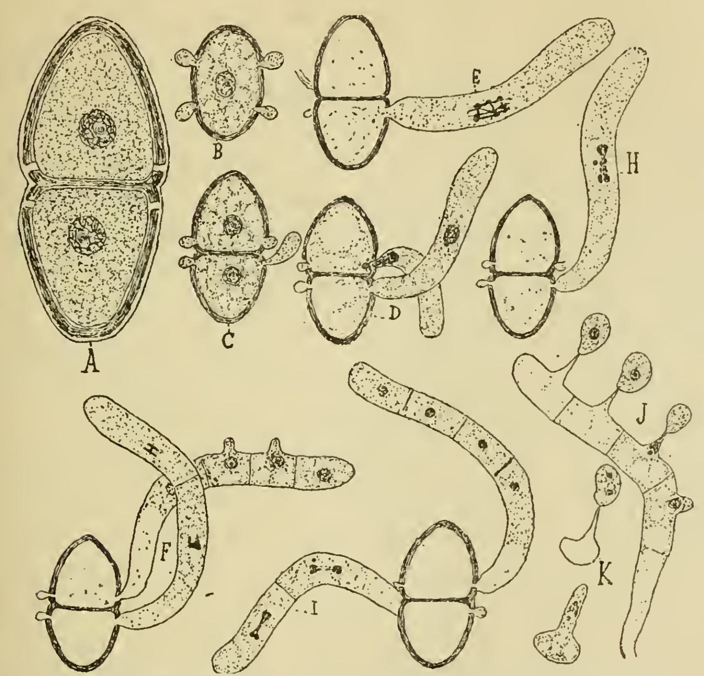


Fig. 33. — *Gymnosporangium Sabinæ*. A, téleutospore fécondée (grossissement 1200) ; B, C, D, E, F, I, J, K, germinations (grossissement 510).

par cellule qui peut se développer en promycelium (fig. 33, D, F). Quand une moitié du protoplasme de la cellule est passée dans le filament germinatif, le noyau s'y engage à son tour en s'étirant et se porte au milieu du filament (fig. 33, D).

« Il subit une première bipartition (fig. 33, E, H) accompagnée de la formation d'une cloison médiane (fig. 33, F, I), qui isole chacun des noyaux ; ceux-ci se divisent à leur tour et se trouvent séparés également par une cloison

(fig. 33, I); le promycelium est donc constitué par quatre cellules à un seul noyau.

« Chaque cellule du promycelium donne un petit tube grêle qui se renfle au sommet pour former une conidie (fig. 33, J) ; le noyau passe dans ce tube grêle en s'étirant très fortement et arrive au milieu de la conidie, où il reprend sa forme normale. Ces conidies primaires, tombant dans le liquide, donnent des conidies secondaires (fig. 33, K) ; elles émettent un tube qui se renfle presque immédiatement ; le noyau de la conidie primaire en s'y portant se divise, de telle sorte que la conidie secondaire possède deux noyaux comme les cellules ordinaires du mycelium. »

Nous allons maintenant compléter cette étude. Le mycelium occupe toute l'écorce et s'avance jusqu'au voisinage de la zone génératrice du cylindre central ; celle-ci, sous l'influence parasitaire, détache de nombreuses cellules qui produisent l'hypertrophie du rameau.

Les suçoirs sont caractéristiques (fig. 32, *s*); ils sont cylindriques ou vésiculaires et portés sur un pédicule filiforme ; dans la partie renflée, on distingue un noyau.

La papille qui donne naissance à la téleutospore reçoit de la cellule-mère deux noyaux et non un seul, comme nous l'avions cru au début de nos recherches (fig. 32, *g*). Par suite, suivant que la téleutospore est simple ou bi-cellulaire, sa formation a lieu de la même manière que chez l'*Uromyces* ou la *Puccinie*. Les chromosomes sont petits et irréguliers; les deux figures karyokinétiques sont sensiblement au même niveau et parallèles ; chacune d'elles a d'abord la forme d'un double trait, puis celle d'une haltère. Ces différents aspects, qui sont dus à ce que les chromosomes sont très rapprochés, se rencontrent très fréquemment dans les espèces où les noyaux sont petits.

Quand la téleutospore est définitivement constituée, elle contient, dans chaque loge, deux noyaux d'origine différente comme chez les *Uromyces* et les *Puccinia*. Ces

noyaux ont également chacun deux chromosomes et ne subissent avant la fusion aucune réduction de la substance chromatique. En conséquence, la fécondation a pour résultat de doubler le nombre des chromosomes dans le noyau sexuel, comparé aux noyaux végétatifs.

Après la fécondation, la paroi de la téleutospore présente les mêmes enveloppes que chez les *Puccinia* ; les pédicelles sont longs, grêles et paraissent se gélifier.

La division du noyau sexuel, à l'intérieur du promycelium, s'effectue partout de la même façon ; nous l'étudierons en détail dans l'espèce suivante.

Les sporidies sont portées en dehors de la substance gélatineuse qui tient unies les téleutospores par le promycelium dont l'allongement devient plus ou moins considérable ; elles se détachent ensuite très facilement de leurs spicules. Nous en avons trouvé des quantités à la surface de l'eau du cristallisoir où se trouvaient placées nos germinations. On conçoit donc que leur transport par le vent puisse s'effectuer très facilement, et, quand leur chute a lieu sur les feuilles du *Pirus communis*, elles développent, dans le mésophylle, un nouveau mycelium qui produit à la face supérieure des spermogonies et à la face inférieure des écides. Cette forme du champignon est souvent désignée sous le nom de *Restœlia cancellata*.

Nous allons indiquer sommairement la structure histologique de cette nouvelle formation ; mais voyons d'abord quels en sont les caractères.

Le parasite forme, à la face inférieure de la feuille, de petites tumeurs qui se couvrent d'éminences coniques correspondant à autant d'écides (fig. 34, *o*). Les cellules du pseudo-peridium (fig. 34, *q*) sont polyédriques ; examinées à un fort grossissement, elles ont une paroi épaisse qui présente de nombreuses stries. Le pseudo-peridium s'ouvre par des fentes latérales (fig. 30, *p*), par où sortent les spores.

Examinons maintenant la section d'une feuille malade.

Les cellules du mycelium n'ont qu'un noyau qui se divise isolément à l'extrémité des tubes. Les chromo-

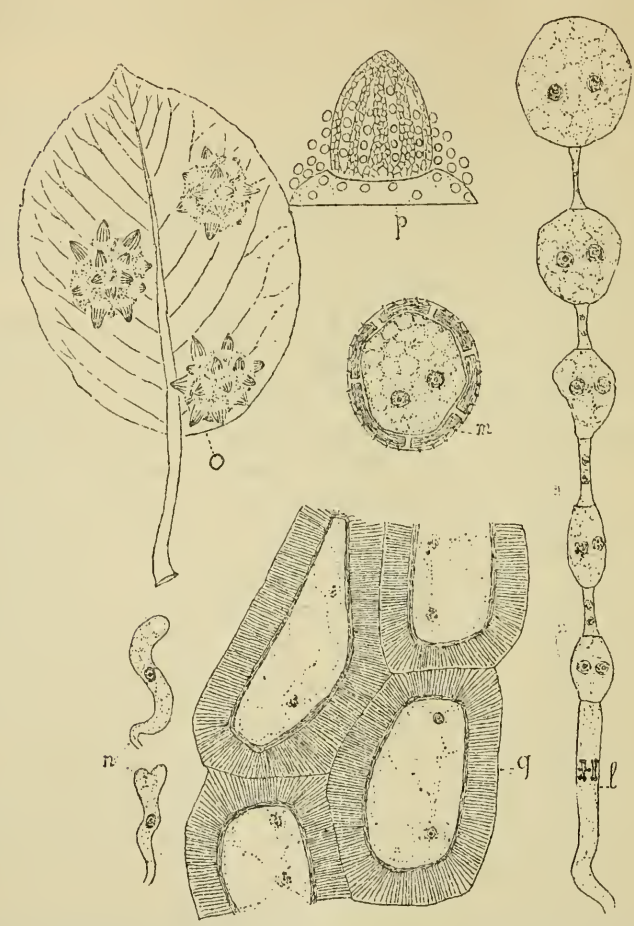


Fig. 34. — *Restœlia cancellata* : *o*, feuille de Poirier contaminée ; *p*, écide isolée (grossissement 80); *m*, écidiospore ; *q*, cellules du pseudo-peridium (grossissement 850) ; *n*, suçoirs ; *l*, filament sporifère isolé (grossissement 450).

somes sont très rapprochés, parallèles ou en forme d'X. Les suçoirs (fig. 34, *n*) sont de forme variable ; ils ne contiennent qu'un seul noyau.

Les spermogonies ont la même forme que chez le *P. Gra-*

minis, mais elles sont plus grandes. Dans les tubes, on ne trouve, comme partout ailleurs, qu'un seul noyau qui se divise un certain nombre de fois pour former un nombre correspondant de spermaties.

Les filaments sporifères qui donnent naissance aux écidiospores sont longs et étroits (fig. 34, *l*) ; la division des noyaux générateurs s'y produit comme dans les autres écides. Les cellules intercalaires sont, au contraire, fortement allongées ; elles contiennent deux petits noyaux. A la maturité, les écidiospores ont un aspect particulier ; elles sont pourvues, contrairement à ce que nous venons de voir dans les autres genres, d'une forte membrane cutinisée percée de 8 à 12 pores germinatifs (fig. 34, *m*) ; au centre, on trouve deux noyaux placés à quelque distance l'un de l'autre et plongés dans un protoplasme vacuolaire. L'existence d'une paroi épaisse, protégeant le protoplasme, semble bien confirmer les observations de M. G. Poirault sur la germination tardive des spores de cette espèce (1).

Gymnosporangium clavariæforme Jacq.

Les téleutospores se distinguent de celles de l'espèce précédente par leur forme allongée et étroite, mais leur formation a lieu de la même façon.

Le mycelium qui les produit mérite une attention particulière, car nous n'avons trouvé une pareille structure dans aucune des espèces que nous venons d'examiner.

Les filaments mycéliens qui se trouvent pendant toute l'année sur les rameaux du *J. communis* sont larges et ramifiés (fig. 35) ; leur paroi est épaisse et jaunâtre, ce qui leur donne un aspect caractéristique. Cet épaississement

(1) G. Poirault : *Germination tardive des spores de Restœlia cancellata* (Journal de Bot., VI, p. 59).

des tubes, qui a été signalé pour la première fois par de Bary (1) dans le *Peridermium elatinum* et quelques autres espèces, semble appartenir en propre aux mycelium vivaces ; cependant ces formations sont loin d'être constantes ; ainsi, dans le *G. Sabinæ* qui passe l'hiver sur le *J. Sabina*, nous n'avons trouvé rien d'analogue.

Les noyaux du thalle sont relativement gros et d'une étude facile ; ils sont au nombre de deux par article ; leur bipartition paraît se produire en même temps. A l'état de repos, ils comprennent une masse granuleuse disposée en réseau à mailles étroites ; au centre, on distingue un petit nucléole. Leur volume augmente rapidement dans la téleutospore et ils ne tardent pas à se fusionner deux à deux dans chacune des loges. Le noyau sexuel se constitue, comme partout ailleurs, avec quatre chromosomes ; il devient presque aussi gros que chez les Phanérogames ; il est sphérique et occupe le centre de la loge (fig. 35). Le nucléole est petit et situé sur l'un des côtés de la substance chromatique. La charpente chromatique est constituée par un filament pelotonné qui contient une rangée de petites granulations. Nous ne saurions dire avec certitude si ce filament est unique ou composé de plusieurs segments, car il est tellement entortillé qu'il nous a été impossible de le suivre dans toute sa longueur ; cependant l'existence d'un seul filament nous paraît plus probable que celle de plusieurs segments.

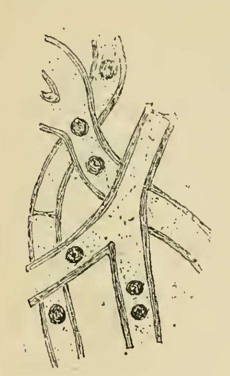


Fig. 35. — Filaments à paroi épaissie du *Gymnosporangium clavariæforme* (grossissement 850).

Examinons maintenant les phénomènes qui accompagnent la fusion des noyaux et qui se passent en dehors de la téleutospore, dans le promycelium : c'est là que nous

(1) A. de Bary. *Loc. cit.*

trouverons l'explication d'une véritable fécondation. En effet, si le noyau sexuel formait par division équationnelle les 4 noyaux des sporidies, ces derniers renfermeraient le même nombre d'éléments que le premier ; par suite, la substance chromatique augmenterait à chaque cycle de développement. Nous allons voir qu'il subit au préalable deux bipartitions successives : la première est réductionnelle du nombre des chromosomes, la seconde réductionnelle de la quantité de la substance chromatique. Cette étude a porté sur des promycelium qui avaient 15 heures de germination.

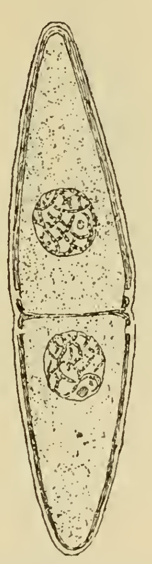


Fig. 36. — Téleutospore du *Gymnosporangium clavariæforme* (grossissement 900).

Lors de la première division, laquelle se produit au milieu du promycelium, les grains de chromatine se rapprochent et se fusionnent, de sorte que le filament augmente d'épaisseur, en même temps il devient très sensible aux réactifs. Bientôt la membrane nucléaire disparaît et le nucléole, qui était placé sur le côté dans le noyau à l'état de repos, se perd dans le protoplasme granuleux du tube. A ce moment, les replis du filament, alors contracté, sont anguleux et le noyau prend un aspect hérissé (fig. 37, *a*). En A (fig. 37), nous avons dessiné divers aspects répondant à ce stade. Peu après, il apparaît, au centre du réseau, un axe de substance incolore qui paraît provenir du noyau et qui sert à diriger la substance chromatique (fig. 37, *g*).

Alors la charpente chromatique s'allonge et se coupe suivant cet axe en deux moitiés sensiblement égales, comme dans une division ordinaire. Les segments de chaque moitié se rapprochent, se fusionnent de manière à donner naissance à deux chromosomes moniliformes qui restent encore quelque temps réunis par de fins trabécules de

linine. Comme le noyau sexuel résulte de l'union de deux

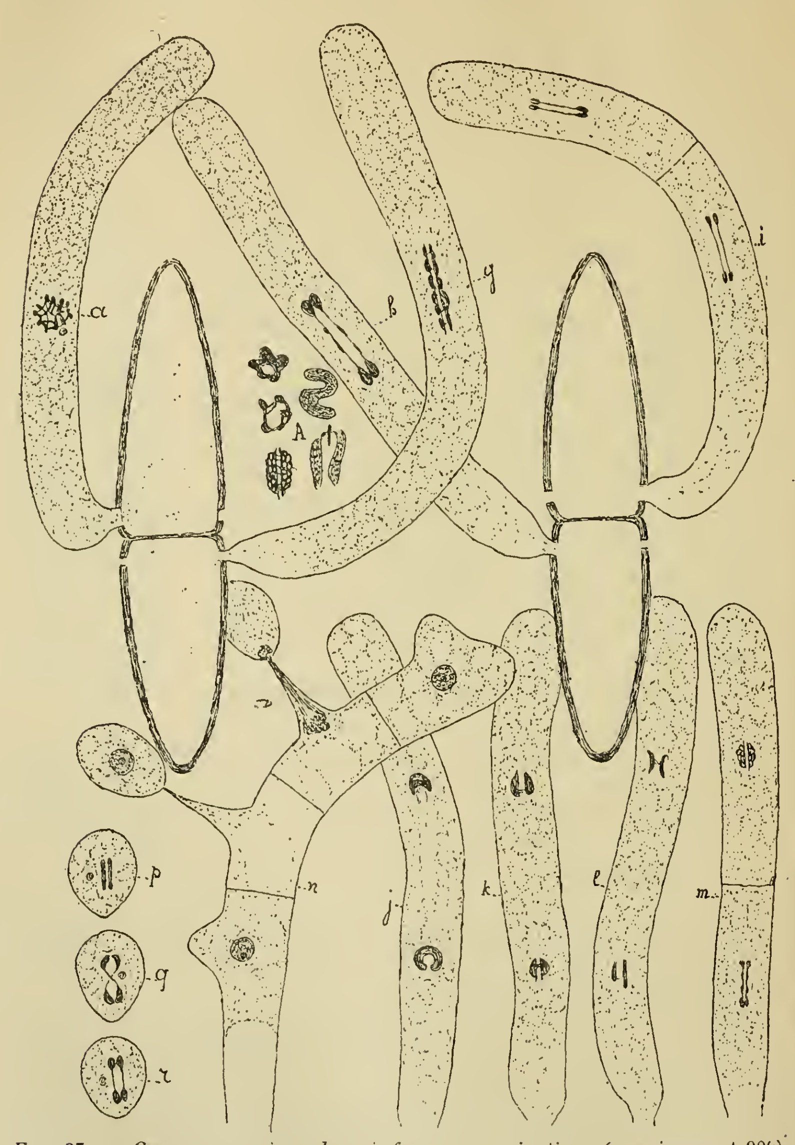


FIG. 37. — *Gymnosporangium clavariæforme* : germinations (grossissement 900).

noyaux entiers contenant chacun deux chromosomes et

que lui-même, au moment de sa division, n'en présente plus que deux, on voit que le nombre des chromosomes se trouve réduit de moitié. Ce résultat est obtenu par l'union deux à deux des quatre chromosomes; par contre, les deux nouveaux chromosomes sont deux fois plus gros que dans les noyaux végétatifs. Ces deux chromosomes sont situés à droite et à gauche de l'axe de substance incolore et allongés suivant la ligne des pôles.

A partir de cet instant, la substance chromatique abandonne l'équateur et reflue aux deux extrémités de l'axe (fig. 37, *h*). Bientôt, à chacun des pôles, il se forme deux nouveaux chromosomes piriformes dont les pointes sont tournées vers l'équateur et qui ne sont plus réunis que par quelques trabécules qui finissent par se rompre. Finalement ces corps s'unissent deux à deux par leur partie renflée et donnent naissance à deux noyaux-filles qui, le plus souvent, sont en forme de croissant, de fer à cheval (fig. 37, *j*) ou de peloton (fig. 37, *m*). A part la réduction du nombre des chromosomes, cette première division est identique à celle d'un noyau de structure normale.

A peine cette division est-elle achevée, que les noyaux de la première génération commencent aussitôt une nouvelle division (fig. 37, *k*,*l*,*m*,*j*). Ces noyaux ne passent donc pas à l'état de repos pour compléter par la nutrition leurs éléments, d'où il résulte qu'ils sont dépourvus de nucléole et de membrane. La substance chromatique n'augmente pas de volume; par conséquent les chromosomes sont moitié plus petits que ceux du noyau générateur (comparez les figures 37, *h*, et 37, *i*). Cependant la division n'en présente pas moins la même marche et les mêmes caractères. Les deux chromosomes se retrouvent dans chacun des noyaux de la seconde génération avec une quantité de chromatine réduite au quart de ce qu'elle était dans le noyau sexuel.

Au total les 4 noyaux du promycelium, dérivés de l'œuf, se constituent avec deux fois moins d'éléments chromatiques et sont ainsi ramenés à la structure normale des noyaux du thalle : ce sont ces noyaux qui, une fois séparés à l'aide de 3 cloisons, engendrent les 4 sporidies ou embryons (fig. 37, *n*). Ils sont d'abord très petits, mais ils augmentent rapidement de volume en passant à l'état de repos. Ils s'étirent en passant à travers le spicule, mais, arrivés dans les sporidies, ils reprennent leur forme sphérique.

La sporidie se détache et germe en donnant un tube qui se couronne d'une sporidie secondaire ; en même temps son noyau se divise en deux autres. La division se produit soit dans le tube, soit dans la sporidie secondaire.

La substance chromatique se rassemble de nouveau en deux masses latérales parallèles ou en forme de 8 (fig. 37, *p*, *q*) ; quant au nucléole, il reste placé sur le côté de la figure karyokinétique jusqu'à la fin de la division. La séparation de chacune des masses chromatiques ou chromosomes a lieu, comme dans les exemples précédents, suivant la ligne de l'équateur (fig. 37, *r*). A chacun des pôles, on trouve bientôt deux chromosomes secondaires qui s'unissent latéralement pour former deux noyaux-filles. Ce même mode de division se retrouve dans la forme écidienne qui porte le nom de *Restœlia lacerata*; la division ne devient double et simultanée qu'au moment de la formation de l'écide, et elle se continue ainsi jusque dans la téleutospore, sans réduction aucune de la substance chromatique. Il s'en suit que la fécondation, ainsi que nous l'avons déjà indiqué, a pour résultat d'unir deux individualités différenciées par un grand nombre de générations, et de doubler dans l'œuf la substance chromatique ; inversement la formation des 4 noyaux embryonnaires aux dépens de deux bipartitions successives se succédant sans intervalle de repos a pour effet de régulariser cette même substance

qui tendrait à augmenter à chaque cycle de développement.

L'écide et la spermogonie présentent sensiblement les mêmes caractères histologiques que dans le *Gym. Sabinæ*; elles se développent sur les feuilles, les tiges et les fruits du *Cratægus oxyacantha* (fig. 38, A). Les tissus de la plante sont fortement hypertrophiés; le thalle s'avance jusque dans les vaisseaux du bois. Les tubes n'offrent aucune analogie avec ceux qui produisent les téleutospores; ils sont d'abord moins larges, puis ils ne présentent aucun épaississement dans leur paroi.

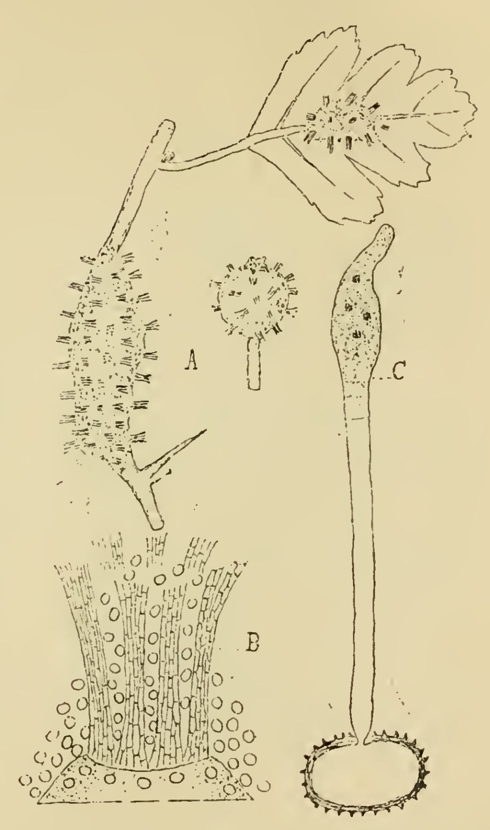


Fig. 38. — *Restœlia lacerata* : A, tige, feuille et fruit du Cratægus oxyacantha contaminés (grandeur naturelle); B, écide isolée (grossissement 80); C, filament germinatif de l'écidiospore (grossissement 450).

Le seul caractère qui permette de reconnaître cette maladie de celle que nous venons d'étudier sur le Poirier réside dans le pseudo-peridium qui, au lieu de s'ouvrir par des fentes latérales, se résout sur les côtés en lanières (fig. 38, B).

Dans la germination de l'écidiospore, nous n'avons obtenu qu'un très petit nombre de filaments germinatifs ;

ces filaments restent simples ou se renflent à leur extrémité (fig. 38, C). Dans le renflement, on remarque 4 petits noyaux qui viennent de se former.

Gymnosporangium juniperinum Linn.

Les observations sur cette espèce n'ont porté que sur

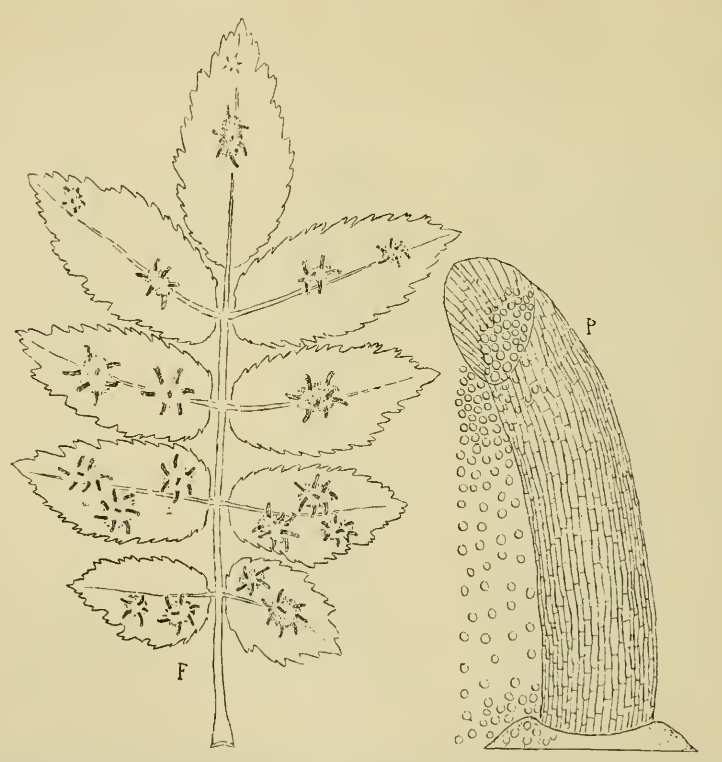


Fig. 39. — *Restœlia cornuta*: F, feuille de Sorbus aucuparia contaminée (grandeur naturelle) ; P, écide isolée (grossissement 80). Réd. 1/3.

la forme écidienne qui s'établit, durant l'été, sur *Sorbus torminalis* et *Sorbus aucuparia*. Cette maladie, qui est aussi connue sous le nom de *Restœlia cornuta,* se distingue des *Restœlia cancellata* et *Restœlia lacerata* par son pseudoperidium qui est allongé et recourbé en forme de corne

(fig. 39, F) ; il s'ouvre au sommet pour laisser tomber les écidiospores (fig. 39, P). Ces formations ont la même origine et la même structure que dans le *Gym. Sabinæ*. Les cellules du pseudo-peridium sont rectangulaires et intimement soudées par leurs faces latérales.

Au moment de la récolte, nous avons semé, à plusieurs reprises, les écidiospores à la surface de l'eau contenue dans des soucoupes, mais sans obtenir aucun résultat ; la germination ne paraît s'effectuer que plus tard.

D'une manière générale, les *Restœlia* se distinguent des autres formes écidiennes par la présence d'un pseudo-peridium très développé et celle de spores à paroi épaisse et à germination tardive ; à part cela, le rôle du noyau est toujours le même.

En ce qui a trait aux phénomènes de réduction de la substance chromatique dont nous venons d'établir le siège dans le promycelium, il est facile de voir qu'ils sont identiques à ceux qu'on observe lors de la formation des noyaux copulateurs chez les animaux et les plantes supérieures ; nous en fournirons la preuve dans nos conclusions générales.

Jusqu'ici, dans les Cryptogames cellulaires, la réduction de la substance chromatique avait passé pour ainsi dire inaperçue. Le seul exemple sur lequel on ait quelques renseignements à ce sujet nous est fourni par les *Closterium*.

D'après M. Klebahn, le noyau sexuel des *Closterium* se comporte d'une façon remarquable (1). Au moment de la germination de la zygospore, il subit, comme dans le promycelium, deux bipartitions successives. Pendant ce temps, le contenu de la zygospore se divise en deux masses ren-

(1) Klebahn : *Ueber die zygosporen einiger conjugaten* (Berichte der Deutchen botanischen Gesellschaft, 1888, p. 160).
Studien uber zygoten (Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XXII).

fermant chacune deux noyaux. De ces noyaux, l'un grossit, tandis que l'autre diminue de volume et finit par disparaître complètement, de sorte que les deux nouveaux embryons résultant de la division de la zygospore ne renferment chacun qu'un seul noyau.

M. Hertwig (1) pense qu'il s'agit ici d'un véritable phénomène de réduction de la substance chromatique, analogue à celui qui se produit au moment de la maturation de l'ovule et de la formation des spermatozoïdes. Tandis que chez les animaux la réduction se produit avant la fécondation, chez les *Closterium*, elle a lieu après la fusion des noyaux.

Il y a évidemment là un phénomène qui rappelle de près ce que nous venons d'indiquer dans le promycelium. La seule différence que l'on remarque résulte de ce fait que, chez les *Closterium*, deux des noyaux disparaissent sans qu'on puisse en expliquer la cause. Mais quel que soit de l'avenir réservé à cette question, notre travail répond pleinement à la manière de voir de M. Hertwig. Nous verrons, dans la suite, que la réduction de la substance chromatique après la fécondation est un phénomène d'ordre général en relation avec le mode de germination de l'œuf.

(1) Consulter : Henneguy. *Leçons sur la cellule ; morpholog. et reproduction*, p. 429.

CHAPITRE IV.

GENRE TRIPHRAGMIUM *LINK.*

Les *Triphragmium* sont caractérisés par des téleutospores pédicellées, formées de trois cellules disposées en triangle, une en bas, deux en haut; les spermogonies sont aplaties en assiette, les écides manquent de pseudo-peridium.

Ce genre ne comprend qu'un très petit nombre d'espèces ; nous en avons récolté deux, ce sont : le *Triphragmium Ulmariæ* et le *Triphragmium Isopyri.*

Triphragmium Ulmariæ Schum.

Le *Triphragmium Ulmariæ* végète pendant les mois d'avril et de mai sur les rameaux et les feuilles de *Spirea Ulmaria.* La description des appareils de fructification, ainsi que la germination de l'urédospore et de la téleutospore, ont été indiquées par Tulasne (1). Plowright, dans un ouvrage plus récent, a montré également que chaque loge de la téleutospore germait en émettant un promycelium qui se couronnait de quatre sporidies (2). Nos recherches ont porté principalement sur la structure histologique de la téleutospore qui, par sa forme, établit le passage des Puccinies aux Phragmides.

Nous avons représenté, figure 40, une coupe transversale d'un sore contenant des téleutospores à divers états

(1) Tulasne. *Loc. cit.*
(2) Plowright. *Id.*

de développement ; il suffit de les comparer entre elles pour avoir une idée exacte de leur formation. La même figure nous indique également l'aspect du mycelium et des suçoirs dans le parenchyme de la feuille malade.

Mais la figure 41 est beaucoup plus explicative en ce qui concerne la genèse des téleutospores, elle va nous

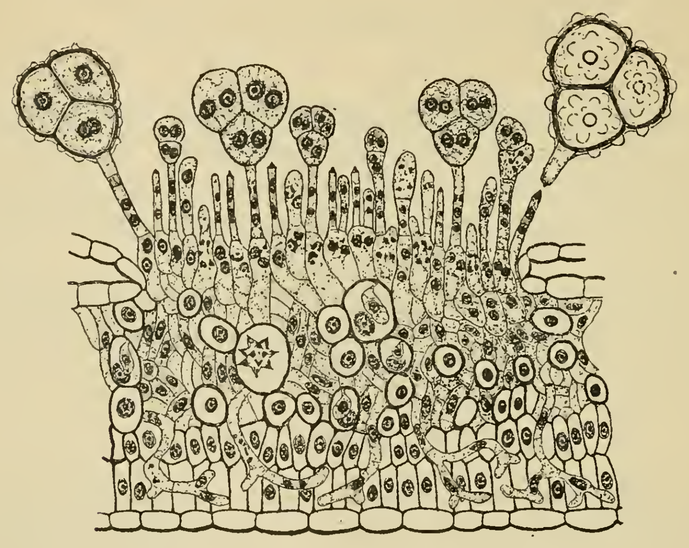


FIG. 40. — *Triphragmium Ulmariæ :* téleutospores (grossissement 450).

permettre de suivre la marche des noyaux dans ces formations.

Le début de la téleutospore est le même que dans les genres que nous venons d'examiner. La division des noyaux de la papille est simultanée et dans chaque noyau on remarque deux chromosomes. Dans la suite, les différentes loges se forment de haut en bas et non de bas en haut, comme chez les Puccinies.

Avant la première division, la papille s'allonge et se renfle à son extrémité. Les noyaux qui, jusqu'ici, étaient placés l'un au-dessous de l'autre, se portent au même niveau et se divisent chacun en deux autres (fig. 41, A, B).

La cloison médiane, qui sépare les deux groupes de noyaux-filles, isole une première cellule terminale à deux noyaux. Bientôt la cellule inférieure (fig. 41, C) proémine en papille et rejette la cellule terminale sur le côté ; en même temps, les noyaux subissent chacun une nouvelle bipartition, accompagnée d'une cloison oblique à l'axe et perpendiculaire aux deux figures karyokinétiques (fig. 41, D). La téleutospore se complète ensuite par une dernière bipartition des noyaux inférieurs, avec formation d'une

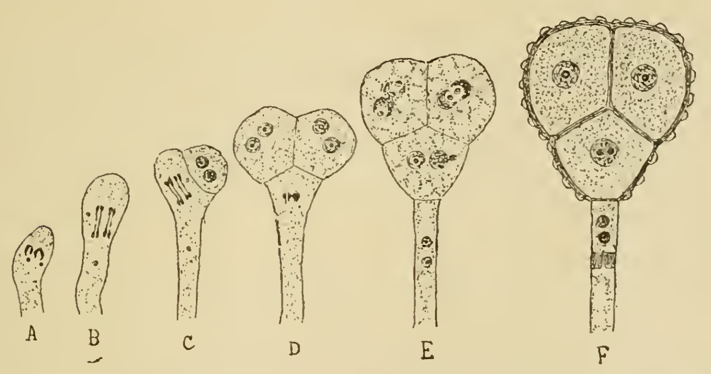


Fig. 41. — A, B, C, D, divers stades de formation de la téleutospore du *Triphragmium Ulmariæ* ; E, F, fécondation (grossissement 700).

cloison transversale, délimitant deux nouvelles cellules. On obtient ainsi (fig. 41, E) 3 cellules disposées en triangle, deux en haut et une en bas : cette dernière repose sur la quatrième qui devient le pédicelle. On voit donc par cette description que le développement de la téleutospore est basipète et que chacune des quatre cellules renferme deux noyaux différenciés par un certain nombre de générations.

Les figures karyokinétiques sont parallèles et se succèdent chaque fois avec intervalles de repos dans les noyaux-filles inférieurs. Les deux nucléoles sont placés sur le côté et restent visibles jusqu'à la fin de l'anaphase. A ce stade, quand les chromosomes sont très rapprochés, la

double figure karyokinétique prend la forme de deux haltères. Les premiers stades sont rapides et difficiles à apercevoir. Il arrive, parfois, que toutes les divisions se produisent perpendiculairement au grand axe ; dans ce cas, les cellules restent directement superposées comme chez les Phragmides. D'autres fois, il peut y avoir réduction dans le nombre des divisions, alors la téleutospore ne comprend qu'une ou deux loges. Ces différentes modifications servent à établir les affinités des Triphragmes avec les genres voisins.

Au fur et à mesure que la téleutospore grandit, les noyaux des loges augmentent de volume et deviennent très gros ; leur contour est sphérique et d'une grande netteté. Un mélange d'hématoxyline de Böhmer et de phénol leur donne une très belle coloration. Dans le pédicelle, ils n'augmentent pas de volume et conservent la même taille que ceux du mycelium.

La fécondation s'opère partout de la même façon et avec les mêmes caractères ; toutefois, ici, les nucléoles abandonnent souvent la substance chromatique avant la copulation et se montrent sur le côté (fig. 41, E). Ils rappellent, à s'y méprendre, ces corpuscules spéciaux qui ont reçu le nom de centrosomes. Ces nucléoles extra-nucléaires sont très facilement colorables et se montrent dans le protoplasme entourés d'une zone claire.

La fusion des noyaux commence en même temps que la cutinisation et dans l'ordre de la formation des loges (fig. 41, E). La substance chromatique se dispose en un réseau irrégulier et s'entoure à la périphérie d'une mince membrane (fig. 41, F). Au centre, on distingue, pendant quelque temps, les nucléoles des noyaux copulateurs, mais ces corps ne tardent pas à se fondre en un nucléole unique qui occupe le centre du noyau. A ce moment, le protoplasme de la cellule resserre ses mailles et passe à l'état de repos. La paroi de chacune des loges se cutinise fortement et pré-

sente au centre de sa face externe un seul pore germinatif de forme circulaire ; elle porte en outre à sa surface des épaississements hémisphériques qui lui donnent un aspect chagriné. Les trois loges restent de plus enveloppées par la membrane primitive du tube qui s'est dilatée en forme de poche pour suivre l'accroissement de la téleutospore.

Le pédicelle reste court et ne subit aucune cutinisation ; mais on remarque, vers son extrémité, un bouchon de matière transparente (fig. 41, F). La téleutospore, qui se détache en ce point, emporte dans sa chute l'extrémité du pédicelle, tandis que la base reste adhérente à la cellule hyméniale (fig. 40).

Dans nos préparations, nous avons trouvé en outre quelques urédospores, mais leur développement n'offre rien de particulier. Elles sont petites et échinulées à leur surface ; à l'intérieur, il existe deux noyaux très rapprochés l'un de l'autre. Les paraphyses sont rares ; quand elles existent, elles sont claviformes et transparentes.

Triphragmium Isopyri Mouy.

Cette espèce se développe également au printemps sur les feuilles et les tiges de l'*Isopyrum thalictroïdes*. La présence du parasite se traduit sur la plante par de nombreuses hypertrophies qui se couvrent de téleutospores.

Les noyaux ont sensiblement la même taille et la même structure que dans l'espèce précédente ; mais nous avons pu suivre leur division dans le thalle et dans les téleutospores.

Dans le thalle, la division se produit isolément; en conséquence, les cellules intercalaires n'ont le plus souvent qu'un seul noyau nucléolé. Ce noyau est allongé suivant le grand axe de la cellule, il remplit la cavité du tube. La division ne devient double et simultanée que peu de temps

avant la formation des téleutospores dans les cellules qui forment la couche hyméniale.

Le phénomène de la division est surtout intéressant à suivre dans la papille hyméniale (fig. 42). Les coupes sont généralement très faciles à obtenir et à colorer. On peut donc, sans difficulté sérieuse, suivre tous les détails de cette division. C'est dans cette espèce que nous avons trouvé pour la première fois les plus beaux exemples de la division simultanée. Mais le développement des téleu-

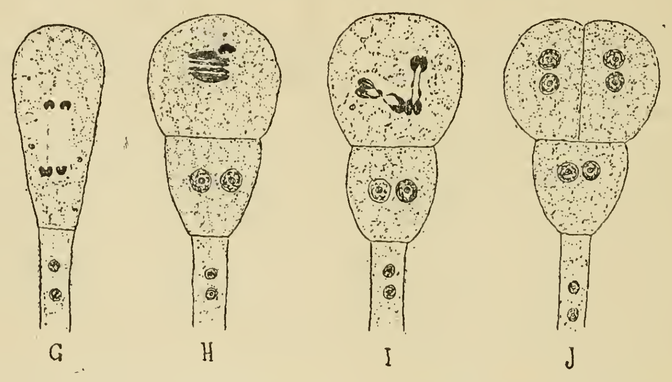


Fig. 42. — Divers stades de formation de la téleutospore du *Triphragmium Isopyri* (grossissement 700).

tospores, au lieu d'être basipète, est basifuge, par suite les bipartitions des noyaux vont se succédant dans les noyaux-filles supérieurs, comme chez les Puccinies.

Les deux premières divisions sont d'abord perpendiculaires au grand axe et acccompagnées de cloisons transversales (fig. 42, G, H). On obtient ainsi trois cellules disposées en série linéaire contenant chacune deux noyaux; puis la cellule terminale (fig. 42, H, I) divise une dernière fois ses deux noyaux dans le sens de la longueur et forme au milieu une cloison qui délimite à droite et à gauche deux nouvelles cellules à deux noyaux (fig. 42, J). Ce dernier mode de division a pour résultat de fournir trois

cellules disposées en triangle. Au moment de la prophase, la substance chromatique de chaque noyau s'allonge en forme de navette et se partage en même temps au moyen d'un axe de substance transparente en deux chromosomes parallèles renflés vers l'équateur. Ces corps s'étranglent peu à peu au milieu et chaque moitié se porte en sens opposé vers les pôles (fig. 42, I). Après l'union des chromosomes secondaires, les noyaux-filles ont la forme d'arc ou de croissant : ils sont réunis par l'axe de substance incolore qui finit par disparaître.

Les chromosomes du même noyau ne sont pas toujours parallèles, ils peuvent prendre quelquefois la forme d'un 8 (fig. 42, I). Quant aux deux figures karyokinétiques, elles sont tantôt parallèles entre elles, tantôt en forme de V (fig. 42, G, H, I). Dans toutes ces divisions, les nucléoles se colorent difficilement et disparaissent de bonne heure dans le protoplasme de la cellule. La fécondation s'opère comme dans le *Triphragmium Ulmariæ* et au même moment; chaque loge présente 3 ou 4 pores germinatifs; la surface est chagrinée, les pédicelles sont longs, minces et dépourvus de bouchon gélatineux.

Enfin, pour terminer ce qui a trait aux espèces de ce genre, il est bon de rappeler que le développement de la téleutospore est tantôt basipète, tantôt basifuge ; par suite, il se rattache d'une part à celui des Puccinies, de l'autre à celui des Phragmides que nous allons étudier.

CHAPITRE V.

GENRE PHRAGMIDIUM *LINK*.

Les Phragmides se distinguent des genres précédents par leurs téleutospores qui sont formées d'une file de 4 à 11 cellules ; de plus, les sores sont entourés d'une couronne de paraphyses claviformes recourbées à l'intérieur du sore. Les spermogonies et les écides présentent les mêmes caractères que chez les Triphragmes.

Nos observations, sur ce genre, ont porté sur le *Phragmidium Rubi* et le *Phrag. subcorticium* qui, tous les deux, ont déjà fait l'objet de nombreuses recherches ; mais c'est surtout aux travaux de Tulasne (1) que nous devons de connaître la structure et la germination des spores.

Phragmidium Rubi Pers.

Le *Phragmidium Rubi*, que nous avons choisi comme type de cette étude, est très commun sur les feuilles du *Rubus fruticosus;* il commence sa période végétative vers le mois de mai et la termine en automne.

Les noyaux ont à peu près la même taille et la même structure que chez les Triphragmides. Leur division s'effectue de même suivant deux modes différents : elle est isolée dans le mycelium qui produit la spermogonie, elle devient, ensuite, double et simultanée dans l'écide, et se continue ainsi à travers l'urédospore jusque dans la dernière loge de la téleutospore. Il en résulte que les noyaux du mycelium sont d'abord uniques, puis groupés par

(1) Tulasne. *Loc. cit.*

deux dans la même cellule. Dans le premier cas, ils sont allongés et souvent en voie de division; dans le second, au contraire, leur contour est sphérique. Ces différents aspects du noyau paraissent dus, en partie, à une modification de son activité qui serait plus grande au début que vers la fin de la période végétative. Quant aux phénomènes de division simultanée, ils succèdent régulièrement et sans transition apparente à la division normale d'un seul noyau. Il faut donc en conclure que la simultanéité n'a d'autre but que d'amener une différenciation

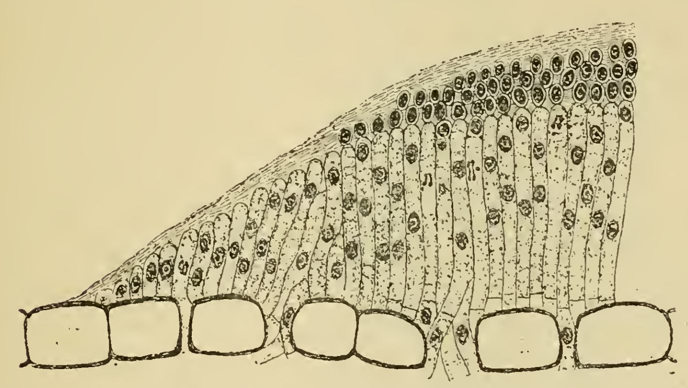


FIG. 43. — *Phragmidium Rubi :* portion de spermogonie (grossissement 600).

dans les éléments nucléaires ; par suite, on ne saurait mettre en doute l'individualité des noyaux du même article.

Les suçoirs sont ovoïdes ou cylindriques, souvent même recourbés du côté du noyau de la cellule hospitalière.

La spermogonie est aplatie et dépourvue de poils stériles. Elle s'établit le plus souvent à la face supérieure de la feuille, au-dessus des cellules épidermiques qui se trouvent plus ou moins dissociées par les tubes mycéliens qui convergent en ce point. La figure 43 nous représente une portion de cet appareil où nous avons mis en relief les caractères que nous venons d'indiquer. Les spermaties

ont la même origine et la même structure que dans les autres espèces, mais elles sont ici relativement grosses et faciles à étudier.

L'écide s'étend beaucoup en surface; elle se développe à la face inférieure de la feuille, au-dessous de l'épiderme qu'elle rejette sur les côtés. Dans l'examen de la coupe ci-contre (fig. 44), nous n'avons remarqué dans la marche des noyaux aucune anomalie apparente. Les figures karyokinétiques des noyaux générateurs sont sensiblement au même niveau; elles sont parallèles entre elles ou en forme d'X. Les chromosomes du même noyau sont très rapprochés et paraissent se couper en leur milieu. Les spores se disposent en série de quatre ou cinq à l'extrémité de chaque filament sporifère. Elles sont elliptiques ou sphériques et échinulées à leur surface; les noyaux sont gros et nucléolés, leur contour est exactement sphérique; le protoplasme qui les entoure forme un réseau à larges mailles. Les cellules intercalaires sont aplaties ou cylindriques et ne tardent pas à se gélifier. Le pseudoperidium manque et se trouve quelquefois remplacé par des poils stériles simples (fig. 44, a) qui ne renferment qu'un seul noyau irrégulier; ces poils sont transparents, leur contenu est aqueux.

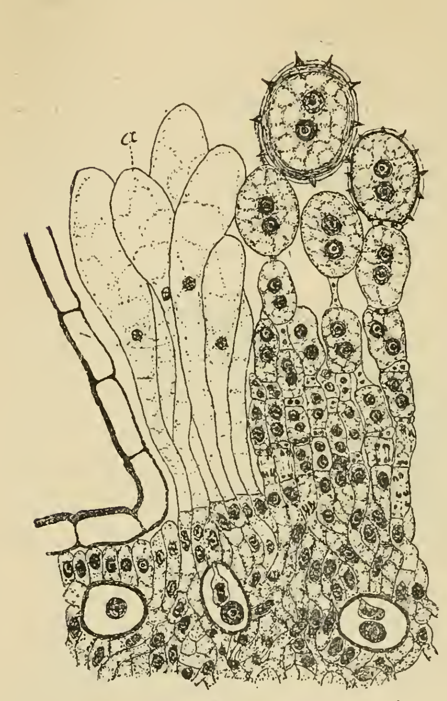


FIG. 44. — *Phragmidium Rubi* : portion d'écide (grossissement 600).

La formation des urédospores précède toujours celle des téleutospores. Dans la figure 45, ce n'est plus seulement un fragment que nous avons représenté, mais un sore tout entier, contenant à la fois des urédospores et des téleutospores entourées de paraphyses transparentes et recourbées du côté des spores. Le massif qui forme la base de chaque sore est convexe et porte une multitude de cellules allongées suivant la hauteur. Ces cellules offrent à leur sommet deux noyaux générateurs compris dans un protoplasme granuleux. Ce sont ces noyaux (fig. 46) qui se divisent un certain nombre de fois pour donner un nombre correspondant d'urédospores, ainsi que nous l'avons indiqué chez l'*Uromyces Betæ*. A la maturité, l'urédospore, comme l'écidiospore, présente à son centre deux gros noyaux, toujours très rapprochés l'un de l'autre, mais qui n'éprouvent aucune fusion. Le protoplasme forme tout autour un réseau dont les mailles sont remplies de globules oléagineux. L'endospore se colore fortement sous l'influence de l'hématoxyline alunée et affecte un contour fort irrégulier, surtout dans les jeunes spores.

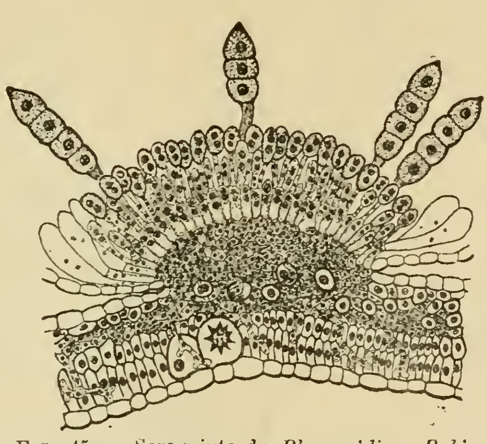


FIG. 45. — Sore mixte du *Phragmidium Rubi* (grossissement 80).

L'exospore est percée de huit petits pores que nous avons mis en évidence en traitant les spores par l'hématoxyline de Grenacher ; après coloration intense, nous les avons écrasées dans la glycérine. Le nombre et la position de chacun étaient indiqués par autant de petits points

transparents qui n'avaient pas subi l'action du réactif.

Les épines sont peu nombreuses et ne dépassent pas la membrane primordiale du tube. La désarticulation de l'urédospore se fait à l'extrémité du pédicelle. Les paraphyses (fig. 46, *P*) sont légèrement renflées et recourbées à leur sommet ; elles renferment deux petits noyaux

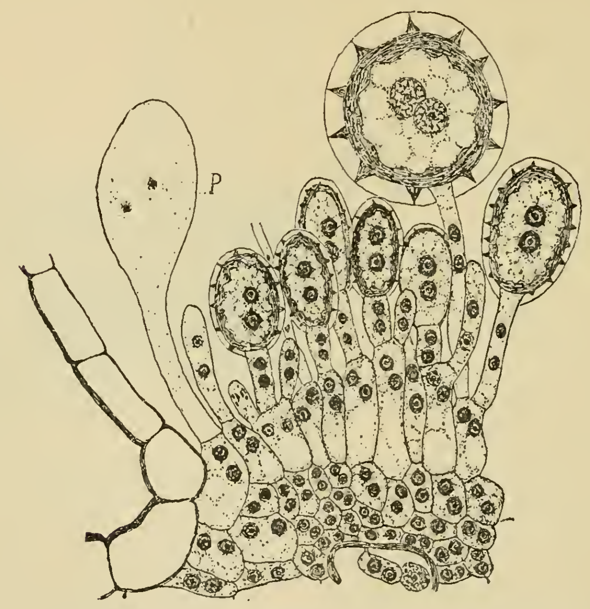


FIG. 46. — *Phragmidium Rubi* : portion de sore contenant des urédospores (grossissement 850).

plongés dans un contenu aqueux. Ces corps forment une couronne autour des urédospores et servent à les protéger.

Les urédospores germent facilement sur l'eau ; chacune d'elles émet un ou deux tubes dont un seul reçoit le protoplasme et les noyaux (fig. 47). Ces derniers y cheminent quelque temps l'un au-dessous de l'autre, puis ils se portent au même niveau (fig. 47, A). A ce moment, chacun d'eux se divise en deux autres qui se séparent en deux groupes.

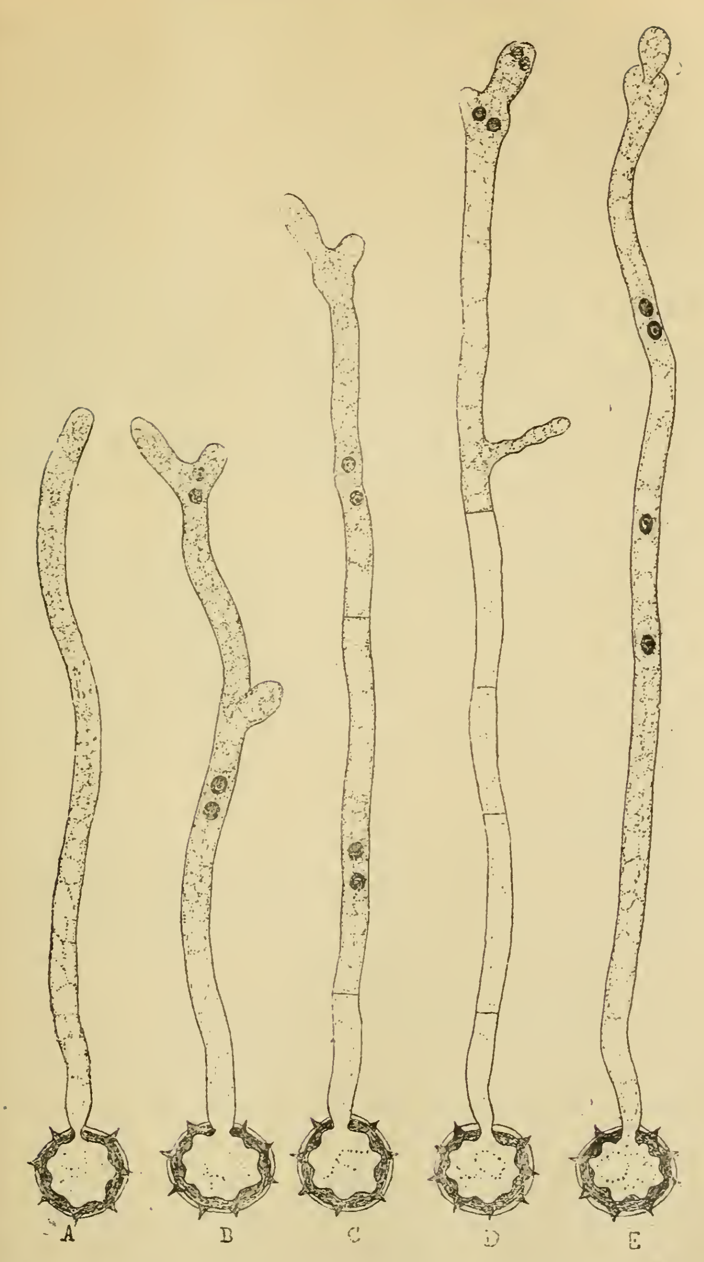


FIG. 47. — *Phragmidium Rubi :* germination de l'urédospore (grossissement 510).

Les cloisons s'établissent généralement en arrière du protoplasme (fig. 47, D); cependant, dans quelques cas, il existe une cloison médiane entre les deux groupes de noyaux-filles (fig. 47, C), mais cette cloison ne se forme que quelque temps après la karyokinèse. Le filament ne reste pas toujours simple, il peut aussi se ramifier (fig. 47, B, C, D) ou se renfler à son extrémité (fig. 47, E). Le renflement donne à son tour une ou deux papilles; dans ce dernier cas, l'une s'atrophie. Nous voyons donc que cette germination a une grande analogie avec celle de l'écidiospore de l'*Uromyces Erythronii* et avec celle de l'urédospore du *Puccinia Graminis* et du *P. Polygoni* que nous avons étudiées dans les deux premiers chapitres.

Les téleutospores se forment à la fin de la végétation ; elles prennent souvent naissance au milieu des urédospores (fig. 45), mais elles peuvent aussi former en d'autres points des sores entièrement indépendants. Dans l'un et l'autre cas, les cellules hyméniales présentent la même structure et se comportent de la même façon que celles des urédospores.

Les téleutospores sont très favorables à l'examen des phénomènes de fécondation, mais leur développement offre beaucoup de difficulté, car les papilles sont étroites et bien difficiles à distinguer. On peut, néanmoins, obtenir de bonnes préparations en faisant à travers les sores des coupes très minces que l'on colore par un mélange de phénol et d'hématoxyline. On lave ensuite au phénol et on examine immédiatement dans ce même liquide ou dans la glycérine. C'est en employant ce procédé que nous avons pu, au moyen d'un grand nombre de préparations, identifier le développement du Phragmide à celui du Triphragme de l'Ulmaire ; mais il y a un point sur lequel il importe de fixer l'attention dès à présent, c'est que, contrairement à ce qui a lieu chez ce dernier, toutes les doubles bipartitions

des noyaux de la papille sont perpendiculaires au grand axe, aucune n'est oblique.

Nous avons représenté (fig. 48) une portion de sore

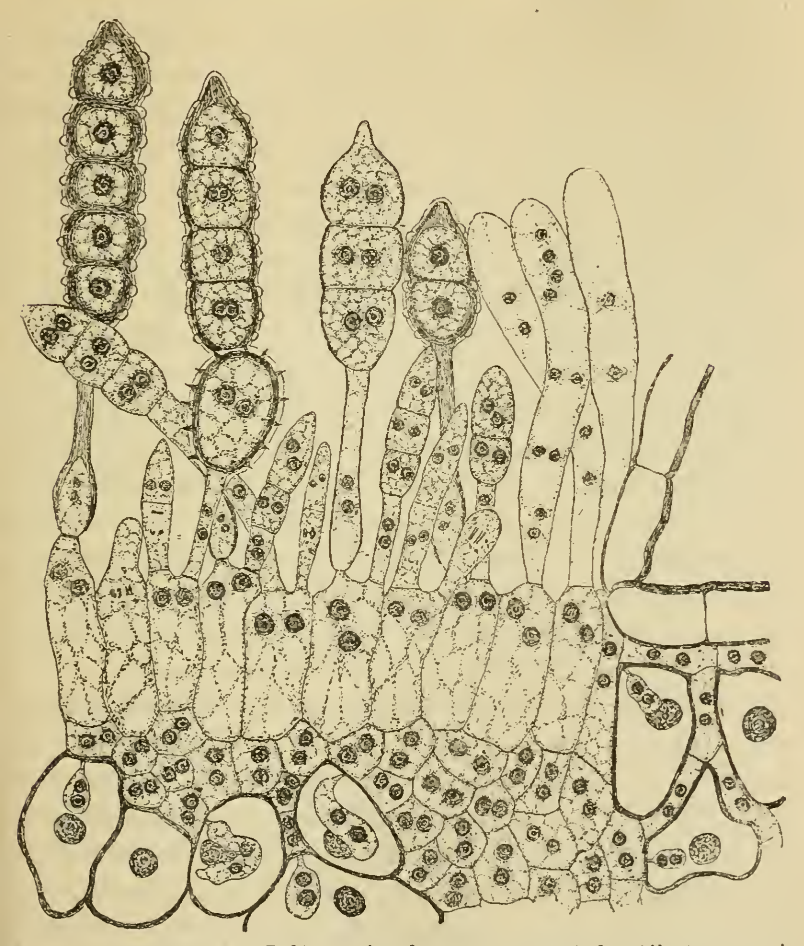


FIG. 48. — *Phragmidium Rubi* : portion de sore contenant des téleutospores à tous les stades de développement (grossissement 600).

pour montrer comment les divisions se produisent et se succèdent dans les noyaux-filles inférieurs. A chaque division correspond ainsi la formation d'une cloison transversale qui délimite de haut en bas des cellules à deux

noyaux. On s'explique ainsi la disposition en série linéaire des différentes loges de la téleutospore. La cellule inférieure se forme la dernière, elle est allongée et donne le pédicelle.

Le nombre des loges est ordinairement de trois ou quatre; mais ce nombre peut varier de deux à cinq, suivant que les noyaux de la papille ont subi un plus ou moins grand nombre de bipartitions. Ces noyaux sont d'abord superposés à cause de l'étroitesse du tube, mais au moment de la division, ils se portent au même niveau.

Durant les premières phases de la division, la substance chromatique de chacun d'eux affecte d'abord la forme d'un croissant et abandonne le nucléole sur le côté. Puis ce croissant paraît se couper en deux moitiés ou chromosomes qui se rapprochent en s'étirant suivant le grand axe. A ce moment, chaque noyau a la forme d'un double trait. Plus tard la substance chromatique se retire vers les pôles et chaque chromosome donne naissance à deux chromosomes secondaires qui s'unissent deux à deux, tout en restant reliés entre eux par de fins trabécules. Alors les noyaux ont la forme de deux haltères dont chaque masse, devenue libre, fournit un nouveau noyau.

Les deux noyaux-filles supérieurs qui s'isolent à l'aide d'une cloison donnent directement les noyaux de la première loge, tandis que les deux inférieurs, après avoir repris la taille des noyaux générateurs, se divisent de nouveau suivant le même procédé que nous venons d'indiquer, avec formation d'une seconde cloison transversale. Les mêmes phénomènes se répètent ainsi un certain nombre de fois et nous arrivons à la constitution définitive de la téleutospore. Les figures karyokinétiques sont parallèles et très près l'une de l'autre ; elles ont sensiblement la même taille que dans l'écide. En conséquence, on n'observe, dans les noyaux, aucune réduction de la substance chromatique.

Quand les noyaux ont achevé leur division, la téleutospore grandit et atteint au bout de peu de temps sa taille normale. Les noyaux des différentes loges grossissent dans les mêmes proportions, tout en gardant un contour bien défini au sein d'un protoplasma à larges mailles. La fécondation s'opère dans chaque loge comme nous l'avons vu dans les autres espèces ; la figure 49 nous indique les différents stades de cette fusion. Il nous a semblé toutefois que les chromosomes de chaque noyau formaient deux masses irrégulières qui s'unissaient d'abord deux à deux, puis complètement en formant un mince réseau chromatique limité à la périphérie par une membrane nucléaire. Les nucléoles restent quelque temps distincts, mais leur fusion est toujours complète dans la téleutospore mûre. Pendant ce temps, le protoplasme de la cellule change d'aspect, il resserre peu à peu ses mailles et l'œuf, ainsi constitué, passe à l'état de vie latente.

A ce moment, la paroi des loges est fortement cutinisée et porte, comme chez les Triphragmes, de petites masses hémisphériques qui lui donnent un aspect chagriné ou variqueux. A l'extérieur il existe, en outre, la membrane primordiale de la papille qui se moule sur les dif-

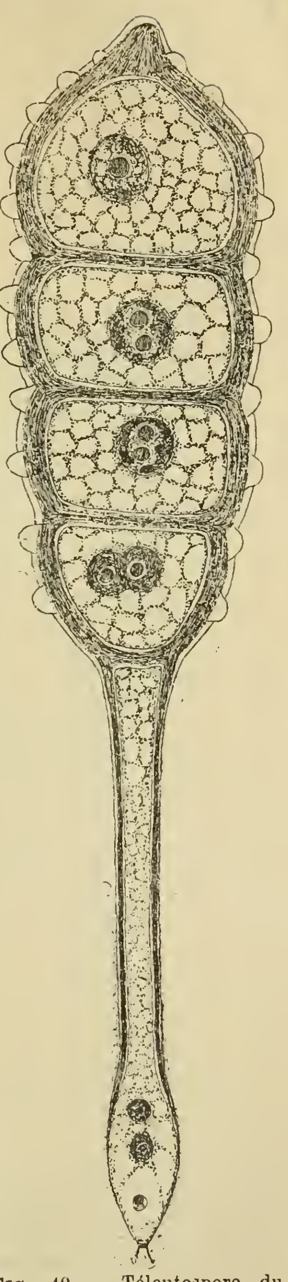


FIG. 49. — Téleutospore du *Phragmidium Rubi* : fécondation (grossissement 1550).

férentes loges, et à l'intérieur le protoplasma reste entouré par une troisième membrane qui est l'endospore.

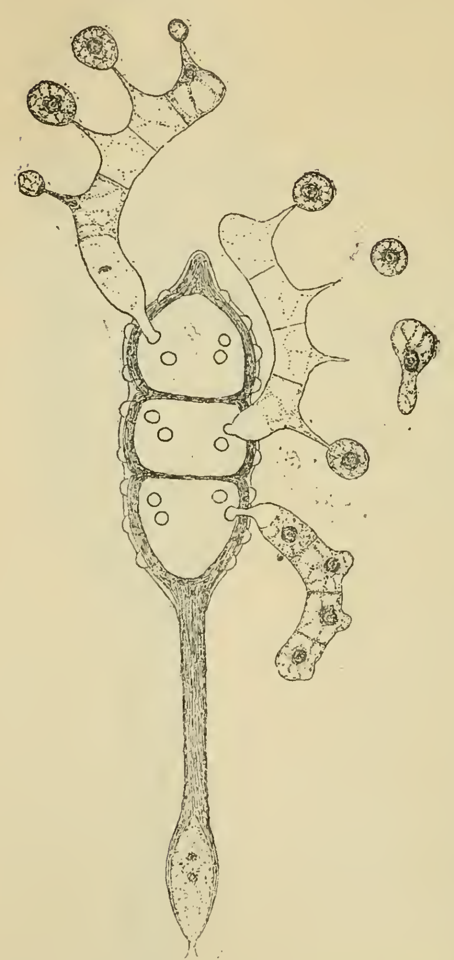


Fig. 50. — Téleutospore du *Phragmidium Rubi*: germination (grossissement 700).

Les pores (fig. 50) sont au nombre de quatre pour chaque loge et sont disposés en croix.

Les pédicelles (fig. 48) sont ici fortement cutinisés et séparés de la cellule hyméniale par un étranglement ; la base est élargie et présente un espace fusiforme dans lequel on distingue du protoplasme et deux noyaux. Ces noyaux sont ceux du pédicelle qui ont été refoulés vers la base par suite de la cutinisation.

Les paraphyses qui accompagnent sur les côtés les téleutospores renferment de deux à dix noyaux sans aucune séparation ; leur paroi est mince et ne se colore pas par les réactifs.

La plupart des téleutospores, que nous venons d'examiner dans les chapitres précédents, ne germent pas immédiatement et les *Phragmidium* en sont un exemple, car la germination ne paraît avoir lieu qu'au printemps. A cette époque, on les trouve, pendant les journées humides, en

pleine voie de germination sur les feuilles de la Ronce. Nous n'avons eu à notre disposition qu'un assez petit nombre de promycelium, mais la division du noyau sexuel

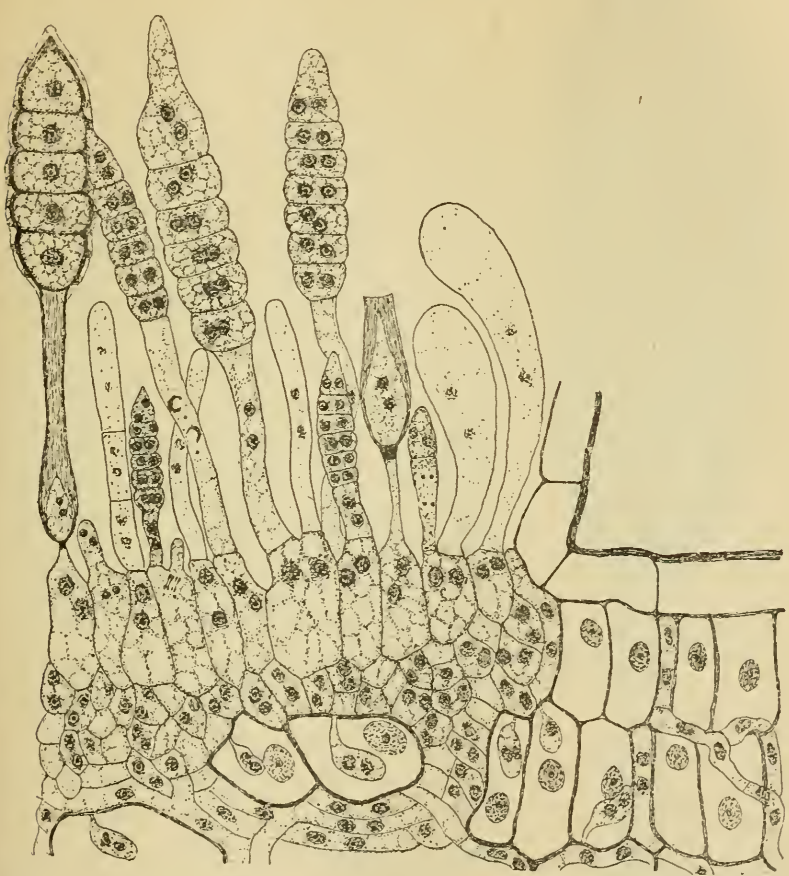


FIG. 51. — *Phragmidium subcorticium :* portion de sore contenant des téleutospores à tous les stades de développement (grossissement 600).

parait se faire suivant le procédé que nous avons indiqué chez les *Gymnosporangium*.

Les sporidies (fig. 50) ont un contour arrondi et ne reçoivent de la cellule promycélienne qu'un seul noyau qui a la même taille et la même structure que ceux du

mycelium. La sporidie germe en donnant un petit tube dans lequel se portent le protoplasme et le noyau.

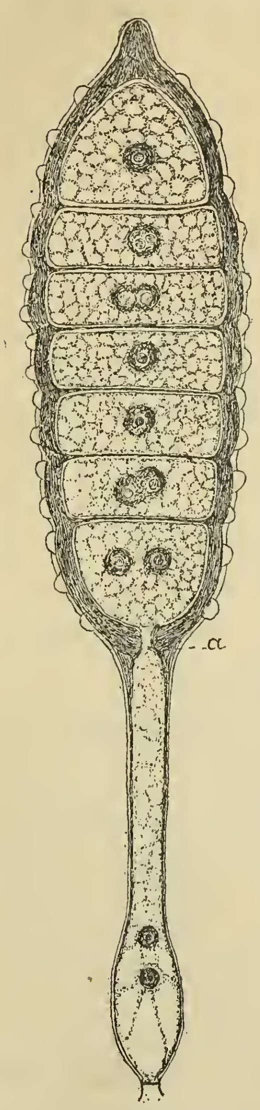


Fig. 52. — Téleutospore du *Phragmidium subcorticium* : fécondation (grossissement 1550).

Phragmidium subcorticium Schrank.

Chez le *Phrag. subcorticium*, les premiers appareils ont une grande analogie avec ceux du *Phrag. Rubi*; ils se montrent vers la même époque et occupent la même position sur la feuille du Rosier. L'évolution du noyau donne lieu également aux mêmes observations. La division simultanée commence dans l'écide et se continue ensuite jusqu'à la fin de la période végétative ; la parenté des noyaux de chaque article diminue en quelque sorte avec l'âge et la répétition du phénomène. Les noyaux du thalle sont petits et leur contour est souvent irrégulier ; dans l'écidiospore et l'urédospore, ils augmentent rapidement de volume, mais le nucléole se trouve placé sur le côté, quelquefois même en dehors de la substance chromatique.

La figure 51 représente une partie de sore sur laquelle nous avons indiqué les différents états de développement de la téleutospore. On constate sans difficulté que la marche des noyaux est la même que dans le *Phragmidium* de la Ronce, mais que les loges sont plus serrées et plus nombreuses. Ces loges sont

d'autant plus jeunes qu'on se rapproche davantage de la base. Après la dernière bipartition, la téleutospore grossit, son pédicelle s'allonge et les noyaux augmentent de volume. Ces derniers sont disposés en deux séries parallèles.

La figure 52 nous indique les différents aspects de la fusion des noyaux, celle-ci commence au sommet et s'étend progressivement vers la base dans l'ordre de la formation des loges. En *a* se trouve un petit canal qui fait communiquer la cavité du pédicelle avec la dernière loge. Les téleutospores sont entremêlées de paraphyses droites ou courbes qui contiennent, avec des granulations éparses de protoplasme, deux noyaux à contour indécis. Certaines présentent même un plus grand nombre de noyaux qui se trouvent isolés par groupe de deux à l'aide de cloisons transversales. On peut donc les considérer comme des téleutospores atrophiées. Quant aux autres détails, ils rappellent ce que nous avons vu dans le *Phrag. Rubi*. En un mot, le développement du phragmide est exclusivement basipète comme dans le *Triphragmium Ulmariæ*. De plus, avec ces espèces, nous avons terminé ce qui a trait aux téleutospores pédicellées. Dans les espèces suivantes, les téleutospores sont sessiles.

CHAPITRE VI.

GENRE MELAMPSORA *CAST.*

Les *Melampsora* sont représentés par des téleutospores unicellulaires et sessiles réunies sous forme de croûte noirâtre au-dessous de l'épiderme.

Tulasne (1) a bien établi la morphologie de ces parasites ; nous suivrons de près sa description, en y ajoutant les détails relatifs à l'histologie.

Ces champignons sont très répandus pendant la saison d'été sur les Saules, Peupliers, Trembles, Bouleaux, etc. ; les urédospores deviennent parfois si nombreuses qu'elles donnent une coloration jaune d'or à la face inférieure des feuilles qui les portent. C'est au mois d'août que ces champignons atteignent leur plus grand développement, et c'est à cette époque que nous avons récolté les *M. Helioscopiæ*, *M. farinosa*, *M. Vitellinæ*, *M. Tremulæ*, *M. populina*, *M. betulina*.

Pour l'étude des cinq premières espèces, nous choisirons comme type le *M. Helioscopiæ* qui se développe sur *Euphorbia dulcis*; quant au *M. betulina*, où les sores sont entourés d'un pseudo-peridium, nous en donnerons plus loin la description.

Melampsora Helioscopiæ Pers.

La figure 53 représente une coupe transversale d'une feuille d'Euphorbe passant par le milieu d'un sore. Sur

(1) Tulasne. *Loc. cit. : Second Mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées*, pages 94-103, 133-135.

ce dessin, on remarque de petites urédospores échinulées et surmontées de paraphyses capitées qui servent à les protéger. Cette forme de paraphyses paraît spéciale aux Melampsora, car, jusqu'ici, nous n'avons trouvé aucune production semblable parmi les espèces des autres genres. Ces paraphyses présentent au sommet une large dilatation en forme de vessie supportée par un pédoncule sans cavité. Dans la partie renflée, qui se trouve limitée par une paroi épaisse et lisse, on observe quelques traî-



FIG. 53. — *Melampsora Helioscopiæ* : urédospores (grossissement 450). Réd. 1/4.

nées de protoplasme avec deux noyaux en voie de disparition. A côté de celles-ci, on en remarque d'autres plus petites qui sont en train de se former. Ce sont des papilles ordinaires, dont les noyaux ont perdu la propriété de se diviser une seconde fois, qui s'allongent peu à peu et qui se rétrécissent à leur base.

Les urédospores renferment, comme partout ailleurs, deux noyaux nucléolés, à contour arrondi, placés côte à côte et reliés à la paroi par des trabécules de protoplasme.

Les noyaux du thalle sont d'une taille relativement faible, mais en revanche ils se montrent avec beaucoup de netteté. A l'état de repos, ils sont sphériques et se montrent avec un contour bien défini, tandis qu'au mo-

ment de la division, ils deviennent irréguliers et allongés. Ils sont au nombre de deux par article et leur division est synchronique.

Cette division est en tout semblable à celle que nous avons décrite dans les chapitres précédents, mais les chromosomes sont plus petits et difficiles à bien distinguer. Elle se rencontre aussi bien dans l'urédospore que dans la téleutospore, ce qui fait que cette forme du champignon nous a semblé constituée par deux rangées parallèles de

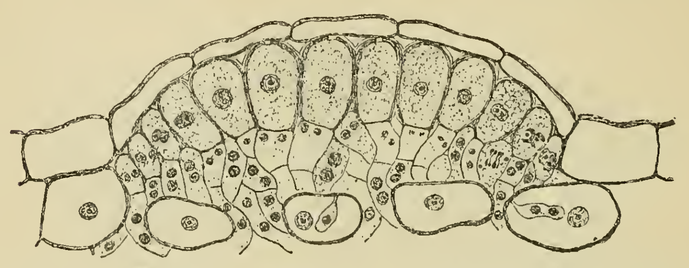


Fig. 54. — *Melampsora Helioscopiæ* : téleutospores (grossissement 510).

noyaux. Nous verrons dans la suite de ce chapitre quel parti on peut tirer de cette particularité en faveur des phénomènes d'hétérœcie.

Les téleutospores n'apparaissent qu'au moment où les feuilles commencent à jaunir et s'établissent entre le tissu lacuneux et l'épiderme inférieur de la feuille. Le développement offre une grande analogie avec celui des *Uromyces*, aussi nous contenterons-nous d'en faire connaître les principaux caractères génériques.

On peut suivre tous les stades de formation dans la même préparation (fig. 54) ; au centre, il existe des téleutospores fécondées ; plus loin, les noyaux copulateurs sont encore en présence ; enfin, on remarque çà et là des extrémités de filaments où les noyaux sont en voie de division.

Le tube générateur est court et légèrement renflé à son

extrémité. Au milieu des granulations qui le remplissent, on distingue deux noyaux qui se divisent bientôt en deux autres. La cloison transversale qui apparaît au milieu isole une cellule terminale à deux noyaux : c'est dans cette cellule que se produisent les phénomènes de fécondation. La cellule inférieure, au lieu de s'allonger en un pédicelle, comme chez les *Uromyces*, reste rudimentaire, et après un temps plus ou moins long, elle finit par se détruire ; par suite, les téleutospores demeurent cachées au-dessous de l'épiderme qu'elles compriment vers l'extérieur.

A la maturité, les téleutospores restent unies entre elles sous forme de tache noirâtre ; elles ne présentent plus qu'un seul noyau à contour sphérique, plongé dans un protoplasme à mailles étroites. L'exospore se cutinise, sauf en face du pore terminal d'où s'échappe le promycelium.

Les taches, d'abord petites, deviennent peu à peu confluentes et donnent un aspect noirâtre à la feuille qui les porte.

M. populina Jacq., *M. Vitellinæ* D. C., *M. Tremulæ* Tul., et *M. farinosa* Pers.

Les détails histologiques et les phénomènes de fécondation que nous venons de passer en revue dans le *M. Helioscopiæ* se montrent avec les mêmes caractères dans les *M. populina*, *M. Tremulæ*, *M. Vitellinæ* et *M. farinosa*. Ces espèces ne semblent différer entre elles que par des rapports de forme et de dimension. Les fructifications se développent également à la face inférieure des feuilles, excepté dans le *M. farinosa* où les téleutospores se forment entre l'épiderme supérieur et le tissu en palissade.

Les téleutospores sont hibernales et leur germination est

difficile à obtenir. Pour réussir, il faut se rapprocher autant que possible des conditions naturelles qui président au maintien de la vie et à la reprise de son activité ; une dessiccation ou une hydratation trop prolongée détruisent le protoplasme.

Si on veut réaliser ce milieu, on doit, ou bien placer les téleutospores, au fur et à mesure qu'on les ramasse, dans un endroit un peu ombragé, à l'air libre, ou bien n'effectuer ses récoltes qu'au mois de février ou de mars, quand la végétation commence à se manifester. A ce moment, on prend les feuilles contaminées une à une et on les place au laboratoire à côté d'un robinet d'où s'échappe un mince filet d'eau destiné à maintenir une humidité constante. Dans ces conditions, on obtient bientôt, à la surface des feuilles, une abondante formation de promycelium dont on peut suivre assez facilement tous les stades de développement. C'est ainsi que nous avons obtenu, au mois de mars dernier, la germination des *M. Vitellinæ* et *M. Tremulæ*.

On est averti de la mise en activité du protoplasme par un changement de coloration.

Pendant la période de repos, le protoplasme est incolore, mais, au moment de la germination, il devient jaune-orangé, ce qui fait que l'émission des promycelium, dans lesquels il pénètre, se traduit par une sorte de poussière jaunâtre qui tranche nettement sur le fond obscur des feuilles mortes.

En ce qui concerne le noyau sexuel, on ne pourrait que répéter ce qui a été dit précédemment au sujet de sa division dans les promycelium. D'ailleurs, comme il n'est pas très volumineux, son étude est plus difficile et se montre peu favorable à l'observation des phénomènes de karyokinèse.

Le dessin que nous donnons ci-contre a été pris sur le *M. Tremulæ*. Le promycelium est régulièrement cloisonné

en quatre cellules; il est régulier, droit ou courbe. Les sporidies sont sphériques. Les noyaux embryonnaires ont une structure qui rappelle celle des noyaux du thalle.

Dans certains cas, lorsque l'humidité devient trop abondante, les cellules promycéliennes se dissocient et chacune d'elles se comporte comme nous l'avons indiqué pour le *P. Malvacearum*.

La germination de l'urédospore de ces différentes espèces ne semble pas, non plus, présenter des caractères histologiques qui lui soient particuliers. En effet, nous avons fait germer celles du *M. populina* et nous avons pu constater que la marche du noyau dans le filament germinatif était la même que celle que nous avons fait connaître sur le *P. Graminis*, le *P. Polygoni*, et le *Phrag. Rubi*. Ce tube peut rester simple sans produire de vésicules, ou engendrer de nombreux rameaux, comme l'a montré Tulasne.

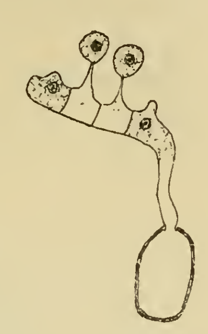


FIG. 55. — *Melampsora Tremulæ*: germination de la téleutospore (grossissement 510)

Melampsora betulina Pers.

Nous devons maintenant donner quelques détails sur le *M. betulina*, où la présence d'un pseudo-peridium fournit un caractère spécifique important.

Les appareils de fructification occupent sur la feuille la même position que chez le *M. Helioscopiæ*. Nous avons représenté (fig. 56) une des formes qu'on peut rencontrer dans la même préparation vers la fin de la végétation.

Les noyaux du thalle sont petits et sphériques ; on en trouve deux par article, situés à peu de distance l'un de l'autre. Parfois, ils se montrent au même niveau, ce qui nous porte à croire que leur division se produit en même

temps et qu'ils n'ont pas la même origine. Les suçoirs ont régulièrement deux noyaux ; ils sont courts, mais d'une grande netteté. Les urédospores se dressent au centre de la coupe et sont protégées par un mince pseudo-peridium qui s'ouvre au sommet par un pore cilié. Elles sont elliptiques et échinulées à leur surface; à l'intérieur, on remarque deux noyaux et un protoplasme vacuolaire. Quand elles sont devenues libres, elles s'échappent par l'ouverture du sommet. Les pédicelles sont généralement plus

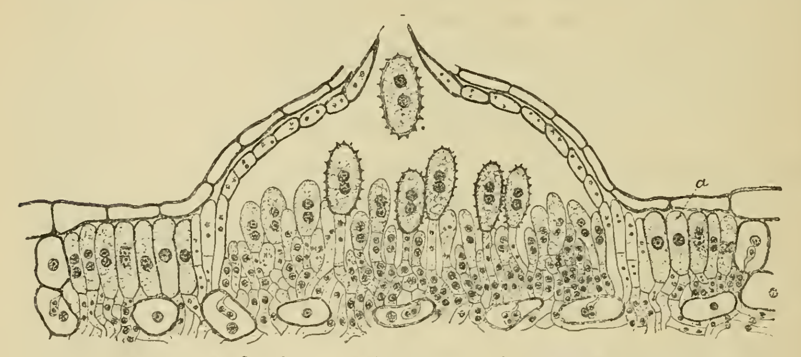


FIG. 56. *Melampsora betulina* : urédospores et téleutospores (grossissement 510). Réd. 1/3.

courts que dans les autres Melampsora. Le pseudo-peridium est beaucoup moins développé que dans une écide, les cellules sont petites et ne présentent pour ainsi dire pas d'épaississement. De plus, il est accompagné tout autour d'une couronne de poils stériles qui présentent une ou deux cloisons transversales. Entre les cloisons, on distingue deux noyaux qui disparaissent sans avoir augmenté de volume. Enfin, l'épiderme, soulevé peu à peu, se déchire en face du pore et se réduit en lambeaux.

Les téleutospores peuvent se développer en un point quelconque entre l'épiderme et le tissu lacuneux ; sur la figure 56, a, elles se montrent sur les côtés du sore ; leur apparition a lieu un peu avant la chute des feuilles.

Les noyaux du tube générateur jouent le même rôle que

dans le *M. Helioscopiæ*, mais, au moment de la karyokinèse, ils sont très rapprochés à cause de l'étroitesse du filament.

Les phénomènes de fécondation se présentent avec des caractères fort nets et les noyaux copulateurs sont, parmi les Melampsora, ceux qui se prêtent le mieux à ce genre d'observation ; cette particularité est due à la faible épaisseur de la membrane cutinisée qui se laisse pénétrer facilement par les réactifs. Nous n'avons représenté (fig. 56, a) que quelques-uns des stades qu'on peut trouver dans la même préparation.

Les deux noyaux sont d'abord superposés et peuvent atteindre un assez gros volume; puis, en même temps qu'ils se rapprochent, les membranes nucléaires disparaissent. Quand ils sont arrivés au contact, la fusion de la substance chromatique ne tarde pas à se produire, englobant dans sa masse les deux nucléoles qui se fondent bientôt en un seul. Lorsque la pénétration est achevée, le noyau sexuel s'entoure d'une nouvelle membrane, il est sphérique ou allongé, suivant le grand axe. Pendant ce temps, le protoplasme, de vacuolaire qu'il était, resserre ses mailles et se dispose sous forme de petites granulations jusqu'au moment de la germination.

Dans cette espèce, les téleutospores sont étroites et allongées, suivant la hauteur; elles adhèrent entre elles par leurs faces latérales et sont cachées, comme dans les autres Melampsora, par l'épiderme.

La germination de ces corps se produit vers la même époque que celle des autres *Melampsora* ; nous l'avons également obtenue au laboratoire en plaçant les feuilles à côté d'un mince filet d'eau.

Au moment de l'émission des promycelium, le protoplasme de chaque téleutospore reprend sa coloration jaunâtre qu'il avait perdue, en partie, durant la période de repos, il absorbe de l'eau et redevient vacuolaire. On voit

bientôt apparaître vers le sommet un tube dans lequel s'engagent les granulations et le noyau sexuel. La division de ce dernier est soumise aux mêmes règles que dans les autres promycelium que nous venons d'examiner ; mais le mode de cloisonnement présente souvent moins de régularité.

Il est facile de nous rendre compte de cette particularité en examinant la figure ci-dessous.

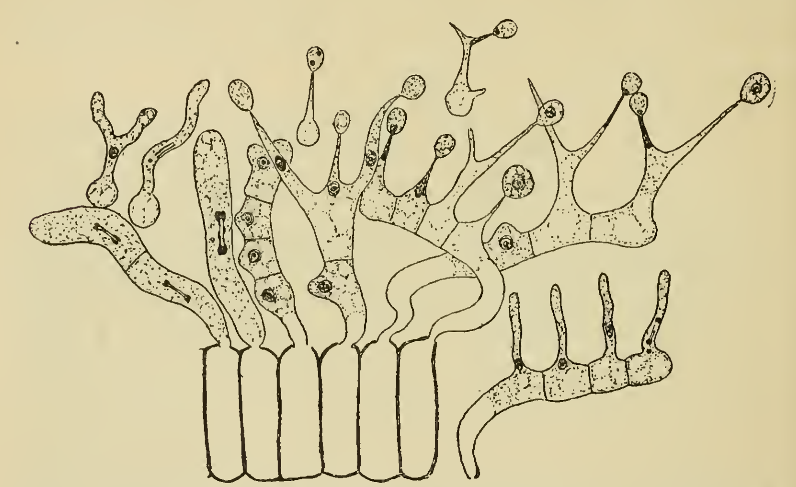


Fig. 57.— Téleutospores de *Melampsora betulina* : germinations (grossissement 600).

En effet, on voit un certain nombre de cellules terminales contenant deux et même trois noyaux sans aucune séparation.

Qu'arrive-t-il alors ? La chose est très simple. C'est que la cellule, au lieu de ne produire qu'une seule sporidie, en fournit autant qu'elle renferme de noyaux. Il en résulte que le nombre des sporidies est intimement lié à celui des noyaux du promycelium, et ce sont ces noyaux qui en sont la cause déterminante. Cela est si vrai que certains spicules, bien que ne recevant qu'un seul noyau, peuvent ici se diviser en ramuscules, mais il n'y

en a toujours qu'un seul qui se couronne d'une sporidie.

La sporidie est sphérique; elle germe en donnant un tube simple ou bifurqué qui porte quelquefois une sporidie secondaire à deux noyaux. Quand le promycelium est immergé, au lieu de produire des sporidies, il engendre quatre petits tubes dans lesquels s'engagent les noyaux embryonnaires.

Le noyau sexuel ne produit jamais de thalle sans avoir subi deux bipartitions successives qui ont pour effet de réduire la substance chromatique des noyaux de la seconde génération.

Cæoma Link.

Les *Cæoma* représentent une forme incomplète; ils sont caractérisés par des spermogonies sans poils stériles et des écides dépourvues de pseudo-peridium. Le développement a lieu au printemps, et c'est au mois d'avril que nous avons fait nos récoltes; nos observations ont porté sur le *Cæoma Evonymi* et le *Cæoma Alliorum* ; le premier s'établit sur *Evonymus europeus* et le second sur *Allium ursinum*.

Remarque. — On considère aujourd'hui ces champignons comme représentant la forme écidienne des *Melampsora* ; on doit ces observations à MM. Rostrup, Nielsen, Hartig, Rathay (1), etc... M. Plowright, dans ces dernières années, a renouvelé les mêmes expériences, mais il est arrivé à des résultats à peu près négatifs, aussi range-t-il les *Cæoma* parmi les espèces dont on ne connaît pas encore le cycle de développement ; M. de Toni, dans son Dictionnaire, leur assigne également la même place (2).

(1) Consulter : Plowright. *Loc. cit.*
(2) Saccardo. *Loc. cit.*

Toutes ces incertitudes nous ont engagé à faire sur ces espèces quelques observations histologiques, afin de préparer le terrain pour une solution définitive.

Cæoma Evonymi Gmel. et *Cæoma Alliorum* Link.

Le diamètre des tubes mycéliens est sensiblement le même que chez les *Melampsora* ; les noyaux ont aussi la même taille et la même structure. Dans le *Cæoma Evonymi*, où les fructifications sont très abondantes et les filaments en grande activité, les noyaux sont fréquemment en voie de division. Les figures karyokinétiques sont isolées dans la spermogonie, par suite les cellules intercalaires n'ont d'abord qu'un seul noyau ; au contraire, dans l'écide, elles sont doubles et au même niveau. La marche du noyau est donc la même que dans les autres formes écidiennes. Les suçoirs sont irréguliers et pelotonnés à l'intérieur de la cellule hospitalière ; ils n'ont le plus souvent qu'un seul noyau.

Les écides, souvent confluentes à la face inférieure de la feuille, ont à peu près les mêmes dimensions dans les deux espèces. Elles forment sur les supports des plaques jaunâtres qui sont dues à une matière de nature muqueuse qui unit les jeunes écidiospores. Cet aspect semble assez particulier aux *Cæoma* et permet à première vue de les distinguer des autres écides. Ces appareils sont rarement accompagnés sur les côtés de poils ou cellules stériles. Les écidiospores se développent, comme dans les autres genres, en série linéaire, avec formation de cellules intercalaires ; elles se détachent de bonne heure et emportent deux noyaux.

Les spermogonies se développent au-dessous de l'épiderme sur les deux faces de la feuille ; leur taille, qui est assez grande dans le *Cæoma Evonymi*, se trouve un peu plus réduite dans le *Cæoma Alliorum*.

Les deux appareils sont aplatis et ont une grande analogie avec ceux des Phragmidium.

Ici se bornent nos recherches sur les *Cæoma* et les *Melampsora* ; mais leur structure nous semble suffisamment établie pour en saisir les principaux caractères et justifier leur rapprochement. Nous nous rallions à l'hypothèse d'une hétérœcie qui ne peut être vérifiée évidemment que par des recherches expérimentales. Aussi nous en tiendrons-nous au cadre que nous nous sommes proposé, c'est-à-dire à une simple comparaison de l'élément nucléaire.

Il n'est pas inutile de rappeler que le développement des *Melampsora* succède à celui des *Cæoma* et que l'évolution du noyau est absolument la même que dans les espèces hétéroïques dont on connaît aujourd'hui le complet développement : à savoir, qu'à la division isolée du noyau de la spermogonie succède dans l'écide, l'urédospore et la téleutospore une division double et simultanée. Cette particularité, il est vrai, ne saurait être un argument décisif en faveur de l'hétérœcie ; cependant, il est bon de faire remarquer que les phénomènes d'hétérœcisme concordent ici en tout point avec ceux des autres genres où nul doute n'est possible.

Mais la principale raison qui nous a déterminé à faire ce rapprochement repose essentiellement sur la structure du noyau. Nous n'avons trouvé, en effet, aucune différence sensible entre les noyaux des *Cæoma* et ceux des *Melampsora*, chose qui est assez rare, même parmi les espèces des autres genres où l'ensemble des caractères est bien établi. On conçoit donc que si les *Cæoma* ne représentent pas la forme écidienne des *Melampsora*, ils ont du moins avec ces derniers de grandes affinités.

Nous espérons que de nouvelles recherches viendront, tôt ou tard, confirmer cette hypothèse et ajouter plus de clarté à l'histoire de ce genre de champignon, et, si les

méthodes d'inoculation appropriées à chaque espèce confirment nos observations, les *Cæoma* seraient des Urédinées dont les dernières fructifications auraient déjà reçu un nom dans la nomenclature, c'est-à-dire que le genre *Cæoma* ferait double emploi avec celui de *Melampsora* ; par conséquent, ils ne devraient plus composer un genre particulier et leur nom générique mériterait d'être remplacé par celui de *Melampsora* qui comprend la forme téleutospore sur laquelle est basée la classification des Urédinées.

CHAPITRE VII.

GENRE THECOPSORA *MAGNUS.*

Le genre *Thecopsora* ne comprend qu'un très petit nombre d'espèces dont une, le *Thecopsora areolata*, est très commune dans le département de la Creuse sur *Prunus padus*. Nous allons exposer les principaux caractères histologiques de cette plante.

Thecopsora areolata Wallr.

Les urédospores apparaissent au début de l'été et les téleutospores en automne, à la chute des feuilles. Jusqu'ici, on ignore s'il existe une forme écidienne. Il aurait été intéressant, au point de vue du développement, de suivre avec détail la division des noyaux du thalle, mais nos échantillons étaient trop âgés pour nous permettre d'en faire une étude complète. Cependant, si l'on en juge par la présence constante de deux noyaux dans chaque article, il est à croire qu'elle se produit comme chez les *Melampsora*. Il ne serait donc pas étonnant de trouver sur une autre plante la forme écidienne, dans laquelle les cellules intercalaires n'auraient qu'un seul noyau se divisant isolément. Par suite, le noyau serait ici l'objet des mêmes phénomènes de différenciation que l'on remarque dans toutes les espèces hétéroïques.

Voyons maintenant quelle est la structure de l'urédospore et de la téleutospore.

Nous n'ajouterons que très peu de chose en ce qui

concerne la formation des appareils, car ils étaient déjà développés au moment de la récolte. Néanmoins, les sores nous ont paru avoir beaucoup d'analogie avec ceux du *M. betulina*; ils forment de petits points blanchâtres à la face inférieure de la feuille.

Le pseudo-peridium est mince et s'ouvre au sommet en un point correspondant à la déchirure de l'épiderme.

L'urédospore est elliptique; elle renferme, au centre, deux noyaux arrondis et nucléolés; ces derniers sont, en général, placés sur le côté dans le protoplasme.

Les téleutospores se forment en nombre variable à l'intérieur des cellules épidermiques ; elles sont divisées longitudinalement en quatre loges (fig. 58). Dans les sections de feuille, on ne trouve généralement que deux loges, parce que le rasoir enlève les deux autres (fig. 59).

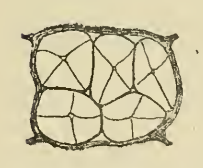


Fig. 58. — Téleutospores de *Thecopsora areolata* à l'intérieur d'une cellule épidermique (vue de face) (grossissement 510).

La fusion des noyaux copulateurs a lieu dans chaque loge à peu de distance de la base. Le noyau sexuel, ainsi formé, s'arrondit et n'atteint, dans cette espèce, qu'un faible volume. Après la fusion, le protoplasme change d'aspect, il devient granuleux et s'entoure d'une forte membrane. A ce moment, les téleutospores passent à l'état de repos jusqu'au printemps suivant ; elles forment çà et là sur la feuille des taches irrégulières de couleur sombre.

Mais, quand arrive le mois d'avril, le protoplasme reprend son activité ; en même temps qu'il se gonfle, on voit apparaître de petites vacuoles. C'est alors que chacune des loges produit, à son sommet, un promycelium qui porte 4 sporidies.

Cette germination s'obtient avec une grande facilité, au laboratoire, par le procédé que nous avons indiqué pour les *Melampsora ;* elle se reconnaît par une sorte

de petit duvet blanc qui recouvre les taches (fig. 59).

Nous n'avons point à décrire les caractères morphologiques du promycelium; il a été étudié avec beaucoup de soin par Tulasne. Cet auteur a fait remarquer, avec raison, que les tubes n'acquièrent, ici, que deux ou trois fois la longueur de la cellule génératrice et qu'ils sont moitié plus grêles que ceux des *Melampsora ;* il n'établit, avec ces derniers, pas d'autre distinction.

Le noyau sexuel, bien qu'il soit peu volumineux, est

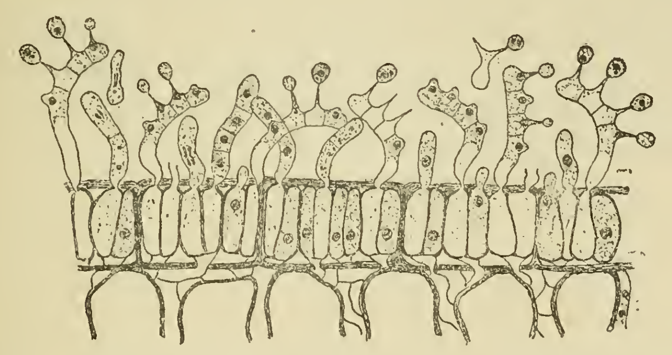


Fig. 59. — Téleutospores de *Thecopsora areolata ;* germinations (grossissement 510).

facile à étudier, parce qu'il se colore très bien par un mélange de phénol et d'hématoxyline. Les figures karyokinétiques ne diffèrent pas de celles des autres espèces ; seulement, elles sont, bien entendu, plus petites. Les chromosomes manquent un peu de netteté, mais il est facile quand même de voir qu'ils sont toujours au nombre de deux par noyau.

Nous devons ajouter enfin qu'à la première génération on ne trouve plus trace de nucléole, ce qui prouve, une fois encore, que la seconde division succède à la première sans intervalle de repos, et que les figures karyokinétiques sont, par ce fait, réduites à peu près de moitié. On observe ainsi une réduction notable de la substance chro-

matique dans les noyaux de la seconde génération ou noyaux embryonnaires, qui se complètent ensuite par la nutrition.

Quand le noyau embryonnaire est arrivé dans la sporidie, il ne reste pas longtemps à l'état de repos, il commence presque aussitôt une nouvelle bipartition. Le nucléole se montre généralement sur le côté de la substance chromatique avec beaucoup de netteté.

D'après ce que nous venons d'indiquer, on voit que les *Thecopsora* présentent sensiblement les mêmes caractères histologiques que les *Melampsora;* ils n'en diffèrent que parce que les téleutospores s'établissent à l'intérieur des cellules épidermiques et qu'elles se cloisonnent longitudinalement en quatre loges.

CHAPITRE VIII.

GENRE CRONARTIUM *FRIES.*

Les *Cronartium* ont leurs téleutospores unicellulaires unies ensemble en une colonne dressée qu'on appelle la ligule ; la germination se produit, à la maturité, sur la plante nourricière. Les urédospores sont entourées d'un mince pseudo-peridium qui s'ouvre au sommet en un point correspondant à la déchirure de l'épiderme.

Les phénomènes d'hétérœcie des espèces de ce genre sont restés longtemps dans l'ombre ; ce n'est qu'en ces dernières années que l'on a acquis quelques données positives à leur égard. Les expériences de M. Max. Cornu démontrent que l'*Æcidium Pini*, var. *acicola*, représente la forme écidienne du *Cronartium asclepiadeum* (1). Nous n'avons pu renouveler les mêmes observations, mais nous constaterons, en étudiant le *Cronartium flaccidum*, que la structure du champignon semble indiquer l'existence d'une forme écidienne sur une seconde plante.

Cronartium flaccidum Alb. et Schwein.

Le *Cronartium flaccidum* est le seul, parmi ses congénères, dont nous ayons pu étudier la structure et vu germer les spores. Nous l'avons récolté au mois d'août dans le département de la Creuse, sur des feuilles de *Peonia officinalis*, à la face inférieure desquelles il avait produit

(1) Consulter Plowright, *Loc. cit.*, page 250.

de petites taches jaunes qui portaient des urédospores et des téleutospores. L'organisation de ce champignon a, d'après Tulasne (1), une grande analogie avec celle du *Cronartium asclepiadeum* qui se développe à la même époque sur les feuilles du Dompte-venin et duquel il a donné de magnifiques dessins.

La ligule a la forme d'une petite colonne cylindrique (fig. 60); elle repose sur des filaments sporifères qui ont beaucoup d'analogie avec ceux d'une écide ; mais ils sont plus courts et plus renflés ; ils se colorent également plus énergiquement par les réactifs.

A droite et à gauche de la ligule, on aperçoit l'épiderme qui s'est déchiré et qui a été soulevé; au-dessous de ce dernier, entourant les urédospores, il existe plusieurs rangées de poils stériles, cloisonnés, réunis latéralement en un pseudo-peridium qui s'ouvre au sommet pour laisser passer d'abord les urédospores, puis la ligule.

Les filaments mycéliens sont contournés et très rameux; ils envoient çà et là, à l'intérieur des cellules hospitalières, des prolongements qui ont la forme de vésicules oblongues ou sphériques.

Les noyaux sont régulièrement au nombre de deux par article ; ils ont le même aspect que chez *Melampsora* et les *Thecopsora*, et ils se comportent de la même façon.

La structure de l'urédospore et du pseudo-peridium rappelle, dans leurs principaux détails, ce que nous avons vu chez le *Melampsora betulina*; nous n'y reviendrons pas. Nous ajouterons simplement, pour compléter nos recherches, que l'ouverture terminale est dépourvue de cils.

Quand les urédospores sont placées à la surface de l'eau, elles ne tardent pas à germer. Au bout de 24 heures, leurs filaments deviennent très longs ; ils sont en tout sembla-

(1) Tulasne : *Second Mémoire sur les Ustilaginées et les Urédinées, oc. cit.*, p. 105, 52, 53, pl. II.

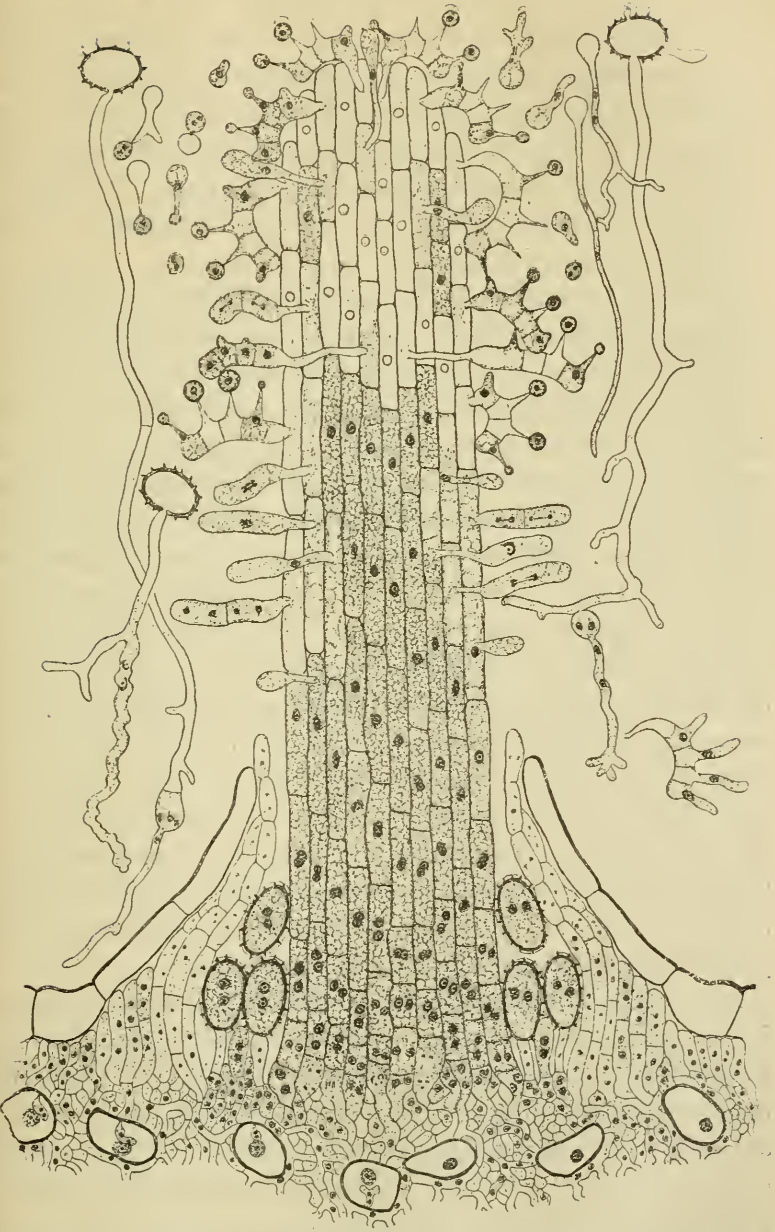


FIG. 60. — *Cronartium flaccidum* : urédospores et téleutospores : germinations (grossissement 450). Réd. 1/3.

bles à ceux du *Cronartium asclepiadeum* qui a été étudié par Tulasne. La division des noyaux est identique à celle que nous venons d'étudier dans les autres genres ; il n'y a pas lieu de nous y arrêter. A l'extrémité du filament, on remarque souvent une petite vésicule à paroi mince, dans laquelle se portent le protoplasme et les noyaux. Cette vésicule germe en un tube grêle qui reste simple, ou qui se ramifie à son extrémité.

En ce qui concerne les téleutospores, elles se montrent quelque temps après l'apparition des urédospores dans le même sore ou en un point quelconque situé à la face inférieure de la feuille, au-dessous de l'épiderme. Elles naissent à l'extrémité de filaments renflés dont elles emportent, chaque fois, une partie du protoplasme et deux noyaux par le même procédé que les cellules initiales des écidiospores. Mais il y a lieu de remarquer, ici, que ces jeunes cellules ne sont le siège d'aucune fragmentation ultérieure, elles restent entières et contiguës pour former autant de cellules à deux noyaux. Il résulte de là qu'entre les téleutospores, on ne trouve aucune formation de ces cellules intercalaires qui sont, dans l'écide, les agents de la mise en liberté des écidiospores. Ceci nous explique pourquoi les téleutospores sont disposées en série confluente à l'extrémité des basides et peuvent former une petite columelle qui peut atteindre jusqu'à 2^{mm} de longueur. Elles sont prismatiques ou fusiformes et ne présentent aucune trace d'ornementation.

La ligule ou columelle est très favorable à l'étude de la fécondation ; car on peut suivre dans la même préparation les différents stades de la fusion des noyaux, laquelle se produit dans chaque téleutospore en allant du sommet à la base de la columelle. A la maturité, on ne trouve plus qu'un seul noyau nucléolé, central, entouré d'un protoplasme qui a resserré ses mailles.

La germination de la téleutospore s'effectue comme

chez les *Gymnosporangium* et autres espèces qui, de même, donnent des sporidies aussitôt leur maturité.

Les promycelium dont se couvre la ligule commencent à se montrer au sommet, puis gagnent peu à peu la base ; ils restent droits ou le plus souvent se courbent en manière de crosse du côté de la feuille, en sens opposé à la pesanteur.

Les figures karyokinétiques du noyau sexuel ont également trop d'analogie avec celles des autres espèces pour que l'on puisse croire à un autre mode de division. Bien plus, l'observation des phénomènes de karyokinèse et de réduction de la substance chromatique est ici facile à suivre, parce que les noyaux se colorent très bien par l'hématoxyline phéniquée. On trouve partout les mêmes différences entre la figure karyokinétique du noyau sexuel et les deux figures karyokinétiques des noyaux de la première génération.

Les sporidies sont constamment au nombre de quatre pour chaque promycelium ; elles sont sphériques comme chez les Phragmides et les Melampsores et n'emportent qu'un seul noyau. Après un certain temps de repos, ce noyau se divise, la sporidie germe, puis les deux noyaux-filles s'engagent dans le filament germinatif. Entre ces noyaux, il est quelquefois possible de voir une cloison transversale. Les sporidies secondaires se forment comme dans les espèces précédentes.

D'après ce que nous venons d'indiquer, il paraît fort probable que la sporidie engendre dans les tissus de la plante hospitalière un thalle à cellules uninucléées ; on le voit, d'ailleurs, pour les espèces qui n'ont qu'un seul appareil de fructification. Par conséquent, on est obligé d'admettre qu'il y a dans cette espèce une forme écidienne, comme dans le *Cronartium asclepiadeum*, permettant au noyau de modifier sa marche dans l'écide. Ce phénomène est d'ordre général et s'étend à toutes les espèces hétéroïques.

Quand on place les ligules dont on veut obtenir la germination sur l'eau, les promycelium submergés se divisent régulièrement en quatre cellules ; mais chaque cellule, au lieu de fournir une sporidie, donne naissance à un petit tube qui reçoit le protoplasme et le noyau. Le contact de l'air est nécessaire pour faire développer les sporidies.

CHAPITRE IX.

GENRE ENDOPHYLLUM *LEV.*

Les espèces qui composent ce genre ne produisent que des spermogonies et des écides. L'appareil conidien, qui a été décrit, en 1892, par M. Vuillemin (1) chez l'*Endophyllum Sempervivi* (Alb. et Schwein), est absolument étranger à ce genre de champignons. Il s'agit, en réalité, d'un second parasite qui détruit l'Urédinée et qui n'avait pas échappé aux investigations de Tulasne (2) ; mais il n'y avait pas attaché la même importance, il s'était borné à le décrire comme appartenant au *Sphæria lepophaga* Tul. D'après ce savant, il croît sur l'aire de divers *Æcidium*, tels que l'*Æcidium Euphorbiæ-silvaticæ* D. C., *Æ. Periclymeni* D. C., *Æ. Grossulariæ* D. C., *Æ. Convalariæ* Schum, *Æ. Thesii* Dew. et le *Peridermium Pini* Fr. Nous l'avons également trouvé sur le *P. Rubigo-vera* D. C., le *Peridermium Pini* Fr. et l'*Endophyllum Euphorbiæ-silvaticæ*, où nous avons pu l'étudier très avantageusement. Dans un précédent travail, nous avons fait connaître sa structure et son mode de végétation sur l'Urédinée (3).

Jusqu'ici les auteurs ont considéré l'écide de l'*Endophyllum* comme une véritable corbeille à téleutospores ;

(1) Vuillemin : *Sur l'existence d'un appareil conidien chez les Urédinées* (Comptes rendus, 1892, p. 895).

(2) Tulasne : *Second Mémoire sur les Urédinées.* (Voir en note, Ann. des Sc. nat., t. II, 4e série, 1854, p. 83.)

(3) Sappin-Trouffy : *Recherches mycologiques.* (Le Botaniste, 31 juillet 1896.)

ils se basaient, pour cela, sur la propriété qu'a l'écidiospore de germer en un promycelium portant quatre sporidies. Nous verrons tout à l'heure, par l'étude du noyau, à quoi tient cette particularité et quelle interprétation nous devons lui donner. Une seule espèce a été étudiée, mais elle paraît réunir tous les caractères du genre.

Endophyllum Euphorbiæ-silvaticæ D. C.

Ce champignon végète durant le mois d'avril sur *Euphorbia Amygdaloïdes.* Il a été étudié très en détail par Tulasne (1) ; ce savant compare la germination de l'écidiospore à celle de la téleutospore. L'action du parasite a été plus particulièrement étudiée par de Bary(2); ce dernier a montré que le parasite modifiait le port de la plante et que son mycelium hibernait dans les tiges. M. Plowright (3) a également prouvé que la sporidie, semée sur un jeune pied d'*Euphorbia Amygdaloïdes*, était capable de développer dans les tissus un nouveau mycelium qui produisait au printemps suivant des spermogonies et des écides. Nous ne pouvons que constater l'exactitude de ces observations ; nous les compléterons, au point de vue histologique, avec figures à l'appui.

Les pieds contaminés sont faciles à reconnaître, car ils sont plus développés que ceux qui sont sains ; les feuilles sont aussi plus courtes, plus pâles et plus épaisses ; il n'y a généralement pas de fleurs.

Les deux appareils de fructification ont trop d'analogie avec ceux du *P. Graminis* pour qu'il soit utile d'en donner une nouvelle explication. Le noyau suit exactement la même marche, c'est-à-dire que la division se produit iso-

(1) Tulasne : *Second Mémoire sur les Urédinées. Loc. cit.*, p. 129.
(2) De Bary : *Neue Untersuch*, 1865, pp. 20, 21.
(3) Plowright. *Loc. cit.*, p. 229.

lément dans le mycelium et dans la spermogonie ; elle devient double dans l'écide. Les noyaux du thalle sont sphériques ou elliptiques et petits, mais leur volume augmente rapidement dans l'écidiospore. Les suçoirs sont recourbés ou allongés et ne contiennent, comme les cellules du thalle, qu'un seul noyau.

La prétendue téleutospore ne diffère d'une écidiospore que par la germination ; elle renferme deux noyaux nucléolés, placés côte à côte au centre de la cellule (fig. 61, I). Ces noyaux sont gros, arrondis et ne subissent aucune fusion ; ils sont, en outre, reliés à la paroi par de larges travées de protoplasme qui n'éprouvent, à la maturité, aucune condensation. Les spores sont disposées en séries à l'extrémité des filaments sporifères. Chaque série comprend ordinairement de cinq à dix spores, séparées par autant de cellules intercalaires aplaties ou cunéiformes. Le pseudo-peridium et les filaments sporifères n'offrent rien de particulier.

Il y avait un grand intérêt à mettre hors de doute l'absence d'une fécondation. Aussi, nous avons fait, pour éclairer cette question, un grand nombre de préparations à tous les stades de la germination.

Une méthode de doubles colorations, qui nous a été communiquée par M. Dangeard, nous a donné d'excellents résultats. Nous avons vu très nettement, par ce procédé, les deux noyaux s'étirer et passer l'un après l'autre à travers le pore germinatif pour se porter, côte à côte, dans le promycelium (fig. 61, II). Ils sont d'abord superposés, mais au moment de la division, ils se placent au même niveau, en abandonnant sur le côté leurs nucléoles (fig. 61, III et IV). Les deux figures karyokinétiques ont le même aspect et la même structure que celles du filament germinatif de l'écidiospore et de l'urédospore; mais les quatre noyaux-filles qui en résultent (fig. 61, V), au lieu de rester par groupe de deux, ne tardent pas à s'échelonner à inter-

valles presque égaux et à se séparer, ensuite, par trois cloisons transversales (fig. 61, VI). Il s'établit, de même que dans le promycelium ordinaire d'une téleutospore, quatre cellules renfermant chacune un seul noyau, ce qui fait que la division simultanée, commencée dans l'écide, se trouve vite arrêtée et remplacée par une nouvelle division ordinaire.

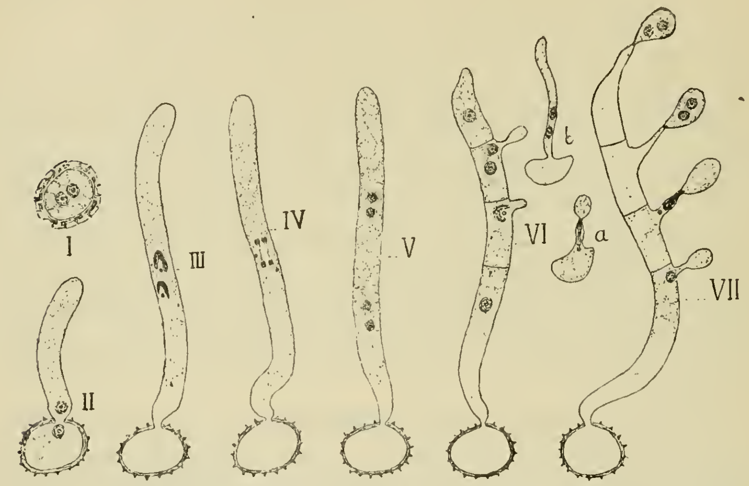


Fig. 61. — *Endophyllum Euphorbiæ-silvaticæ* : germination des écidiospores (grossissement 850). Réd. 1/3.

Si l'on examine maintenant chaque cellule du promycelium en particulier, on voit que le noyau ne tarde pas à se diviser et que sa division est quelquefois achevée avant la formation de la sporidie. Il en résulte que les sporidies ont souvent deux noyaux et qu'elles sont difficiles à distinguer des sporidies secondaires qui possèdent le même nombre d'éléments nucléaires (fig. 61, VII). A l'extrémité du spicule, on remarque quelquefois une sorte de petit bouchon qui se colore fortement par l'hématoxyline et qui se gélifie pour mettre la sporidie en liberté. Cette dernière germe ordinairement en donnant un petit tube flexueux ou renflé à son extrémité, dans lequel s'engagent les deux

noyaux à la suite l'un de l'autre (fig. 61, *a* et *b*). Il est fort probable qu'il s'établit, dans la suite du développement entre les deux noyaux, une cloison transversale et que le nouveau thalle se trouve formé, comme précédemment, de cellules à un seul noyau.

Il y a donc à observer dans cette corbeille la même succession de phénomènes que dans une écide ordinaire, avec cette seule différence que la spore, au lieu de fournir un filament simple ou ramifié, engendre un promycelium qui porte quatre sporidies. Mais ce promycelium n'offre aucun des caractères essentiels de celui d'une téleutospore, puisque les sporidies de l'Endophyllum, provenant de deux noyaux distincts, n'ont forcément pas la même origine, tandis que dans la téleutospore, où il y a fécondation, les sporidies dérivent de la même souche. On n'observe, également, aucun phénomène de réduction de la substance chromatique, par conséquent il n'y a pas de raison pour identifier cette germination avec celle d'une téleutospore, comme on l'a fait jusqu'à ce jour.

CHAPITRE X.

GENRE COLEOSPORIUM *LÉV.*

Ce genre est très favorable aux recherches histologiques, à cause de la taille élevée des noyaux. Il est caractérisé par des téleutospores formées de quatre cellules juxtaposées, enveloppées d'une gangue muqueuse de couleur rougeâtre. Ces téleutospores germent sur place en produisant pour chaque cellule un tube qui reste simple et qui engendre à son extrémité une sporidie. Les urédospores sont disposées en chapelet, comme dans une écide.

Nous allons voir que les caractères morphologiques, attribués jusqu'ici à la téleutospore, doivent recevoir maintenant une tout autre interprétation. Nous avons pu examiner la structure du mycelium et celle des différents appareils de fructification sur plusieurs espèces.

Coleosporium Senecionis Pers.

Le *Coleosporium Senecionis* est un des principaux types de ce genre ; il est très répandu à l'état d'urédospore sur le *Senecio vulgaris*. Nous avons déjà fait connaître, il y a trois ans (1), quelques détails de son histologie ; les résultats que nous avons fournis sont les suivants :

« Les noyaux des cellules mycéliennes, gros et nucléolés, sont rarement inférieurs à deux par cellule ; ils sont

(1) *Loc. cit.* Le Botaniste, septembre 1893.

rapprochés l'un de l'autre. Dans la tige, les filaments végétatifs sont entièrement localisés dans la région corticale, ils ne dépassent pas l'endoderme.

« Les suçoirs ont constamment deux noyaux; ils sont simples ou dichotomes, coudés ou claviformes; leur extrémité se trouve très souvent au voisinage du noyau de la cellule hospitalière. On en rencontre quelquefois d'autres qui ont la forme d'une vésicule à membrane épaissie renfermant également deux noyaux. Ces noyaux ont

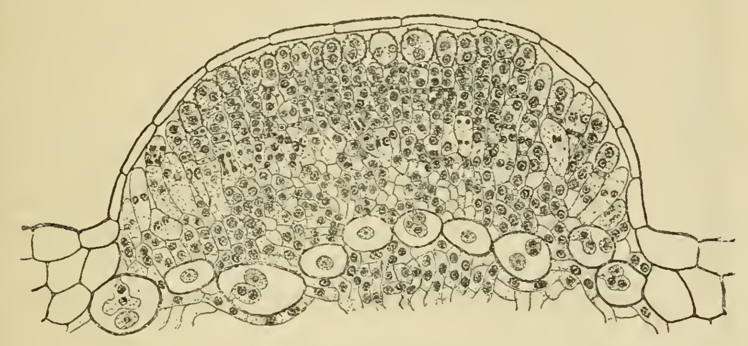


FIG. 62. — *Coleosporium Senecionis* : urédospores (grossissement 450). Réd. 1/3.

la même constitution que ceux des cellules des filaments myléliens. Le pédicule des suçoirs est généralement plus gros que chez le *P. Graminis*. »

L'appareil urédosporifère (fig. 62) ressemble à une écide de Cæoma, il n'y a pas de pseudo-peridium. Les urédospores se forment en série linéaire comme les écidiospores, avec formation de cellules intercalaires aplaties ou cunéiformes qui disparaissent de bonne heure.

A l'état jeune, le sore est protégé par les cellules épidermiques qui sont devenues aplaties et qui, en se dissociant plus tard, permettent aux spores de s'échapper librement au fur et à mesure de leur formation.

Les urédospores ont une forme sphérique rarement elliptique, elles offrent la même structure qu'une écidiospore.

Les téleutospores sont rares, du moins elles n'étaient pas assez abondantes pour nous permettre d'en faire une étude complète ; mais nous verrons plus loin, en étudiant d'autres espèces, les modifications intéressantes que présentent ces organes.

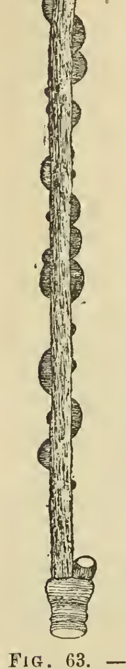


Fig. 63. — Aiguille de *Pinus silvestris* attaquée par le *Peridermium Pini* (grandeur naturelle).

Peridermium Pini Wallr.

Au *Coleosporium Senecionis* se rattache, d'après les expériences de M. Wollf, le *Peridermium Pini* (1). Ce champignon végète, vers les mois de mars et d'avril, sur les aiguilles et les rameaux du *Pinus silvestris* (fig. 63).

Il a été étudié avec beaucoup de soin par Tulasne (2). Ce savant a mis en évidence le pseudo-peridium avec la formation, en série, des écidiospores ; il a indiqué également les principaux caractères morphologiques de la spermogonie qui peut atteindre, dit-il, 4 millièmes de millimètre de largeur, sur un centième de millimètre de longueur.

C'est aussi sur l'écide de cette espèce que M. Vuillemin a ébauché, il y a trois ans, une théorie de la sexualité (3) ; mais cette manière de voir ne saurait être soutenue, attendu que nous avons démontré qu'il n'y avait, chez les Urédinées, aucune fusion de noyaux en dehors de la téleutospore.

Nous passerons successivement en revue le mycelium, la spermogonie et l'écide.

Le mycelium est abondant dans tout le parenchyme cortical ; les suçoirs sont difficiles à mettre en évidence à

(1) Consulter Plowright. *Loc. cit.*
(2) Tulasne. *Loc. cit.*
(3) Vuillemin. *Loc. cit.*

cause du contenu jaunâtre que renferment les cellules malades de la plante hospitalière. Les plissements des cellules nuisent également à l'observation de ces organes et de leur point d'attache. On ne peut apercevoir çà et là, à l'intérieur des cellules, que des sections ou portions de tubes. Ces différents aspects ont été représentés sur la figure 64 sans tenir compte des plissements. On peut de même apercevoir sur la même figure que les cellules du mycelium n'ont qu'un seul noyau. Ce noyau est elliptique et prend une très belle coloration par l'hématoxyline phéniquée. Il comprend une membrane nucléaire qui limite une masse granuleuse au centre de laquelle on distingue un petit nucléole. La division apparaît aussi avec beaucoup de netteté ; elle reste simple jusqu'au moment de la formation des écidiospores, époque à laquelle elle devient double et simultanée. Ce dernier mode de division a pour but d'amener une différenciation des éléments nucléaires qui, à partir de cet instant de l'évolution, sont constamment au nombre de deux par article formant deux séries parallèles. Le degré de parenté s'éloigne au fur et à mesure qu'on s'approche de la téleutospore, point terminus de la division simultanée.

Qu'on ait affaire à la division ordinaire ou à la division simultanée, chaque noyau a toujours deux chromosomes (1); les figures karyokinétiques se rattachent aux types que nous avons décrits dans le premier chapitre.

Il est facile maintenant de nous rendre compte de la marche du noyau dans les appareils.

Les spermogonies (fig. 64) sont très grandes et les tubes sporifères sont faciles à isoler pour étudier le développement de la spermatie. Ces derniers se dressent en touffe

(1) D'après MM. Poirault et Raciborsky, il n'y aurait, au contraire, qu'un seul chromosome par noyau.

serrée sur un feutrage du mycelium. Ils sont longs et cloisonnés à leur base. Le noyau générateur possède deux chromosomes dont la scission se produit vers l'équateur, de sorte que la spermatie emporte, comme dans les autres espèces, deux chromosomes secondaires qui s'unissent plus tard en un seul noyau.

Les spermaties sont relativement très développées ;

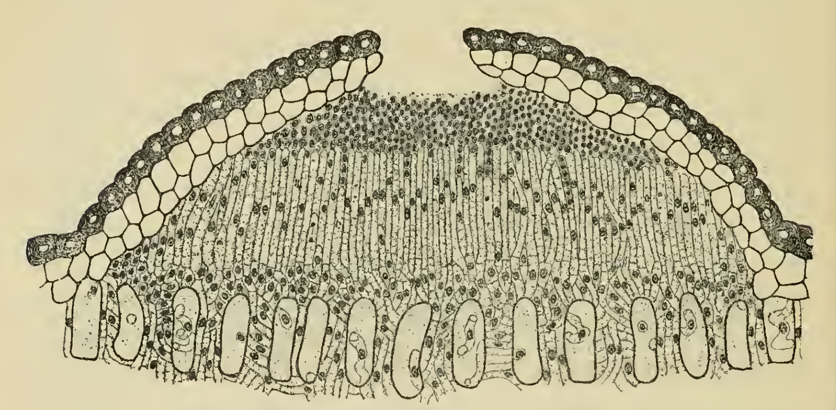


FIG. 64. — Spermogonie du *Peridermium Pini* (grossissement 510). Réd. 1|2.

elles ont une forme elliptique ; les noyaux ont la même structure que ceux du thalle.

La spermogonie s'établit généralement au-dessous d'un stomate, et l'épiderme, poussé progressivement par le développement des tubes, se soulève de chaque côté, laissant au sommet une ouverture par où s'échappent les spermaties réunies par une matière mucilagineuse.

L'écide a une base aplatie très large, ce qui fait que nous n'avons pu en représenter qu'un fragment (fig. 65) ; elle se forme suivant le mode général. Les nucléoles qui accompagnent les figures karyokinétiques semblent disparaître au moment de l'anaphase. Il ne faudrait donc pas confondre ces corps avec les nucléoles des noyaux-filles,

lesquels se montrent quelquefois sur le côté de la substance chromatique avant la formation de la nouvelle membrane nucléaire. Les cellules intercalaires, considérées, à tort, par M. Vuillemin comme des cellules d'expulsion

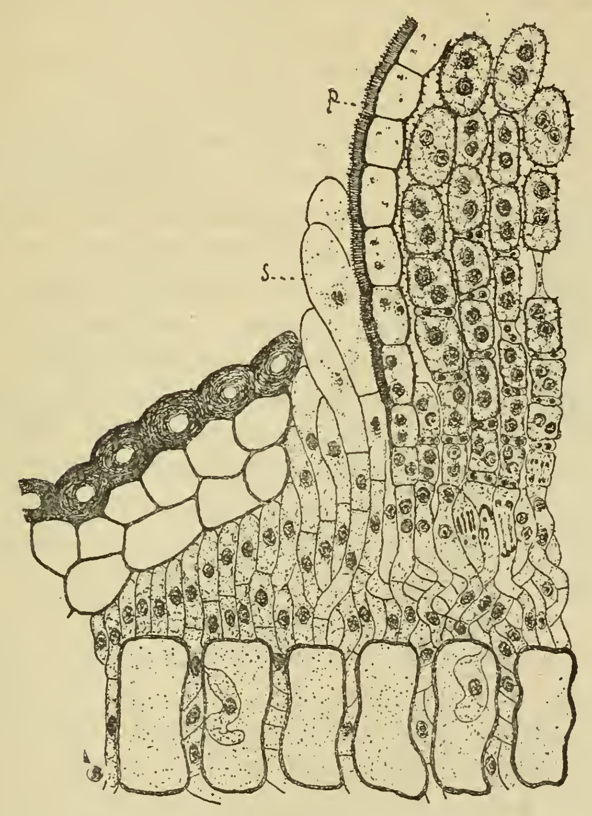


FIG. 65. — Portion d'écide du *Peridermium Pini* (grossissement 510).

dans l'acte de la fécondation, restent aplaties entre les spores, ou peuvent quelquefois s'allonger; dans l'un et l'autre cas, elles disparaissent pour mettre les écidiospores en liberté au sommet de l'écide. Les noyaux deviennent de moins en moins nets et les nucléoles persistent encore quelque temps sur le côté de la substance chroma-

tique. A la maturité, les écidiospores renferment toujours deux noyaux très gros et bien distincts. Il n'y a donc pas de discussion possible sur la non-existence d'une fécondation à cet endroit du développement.

Quand on examine de face la paroi d'une jeune écidiospore (fig. 66), on voit des épaississements polygonaux dont les arêtes paraissent en relation étroite avec les épines ; plus tard, elle montre de 8 à 12 pores germinatifs.

Les cellules du pseudo-peridium (fig. 65) sont épaissies à la face externe ; le protoplasme et les noyaux disparaissent de bonne heure. Autour du pseudo-peridium se trouve une couronne de poils stériles, renflés à leur extrémité et divisés à leur base en cellules contenant chacun un petit noyau.

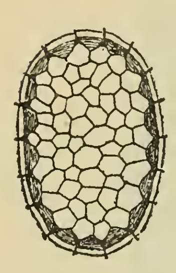


Fig. 66. — Jeune écidiospore montrant à sa surface des épaississements polygonaux (grossissement 1550).

Les écidiospores, semées à la surface de l'eau, semblent germer plus difficilement que ne l'indique Tulasne. Nous avons renouvelé les mêmes expériences à plusieurs reprises sans obtenir de bons résultats. Le résultat a été également presque négatif dans une atmosphère maintenue humide. Pour les faire germer, il a fallu les placer sur une décoction de feuilles de Séneçon ; il s'est produit alors, en peu de temps, une abondante végétation. Ceci confirme, pour l'espèce que nous étudions (1), les expériences de M. Wolff qui, le premier, a démontré les affinités du *Peridermium Pini* et du *Col. Senecionis*.

Le filament (fig. 67) reste rarement simple et droit ; le plus souvent, il se ramifie en une multitude de petites branches épaisses qui lui donnent un aspect particulier ;

(1) Depuis l'expérience de M. Wolff, MM. Klebahn et Fischer ont démontré que le *Peridermium Pini* représente la forme écidienne de plusieurs *Coleosporium*. (Voir *Bulletin de la Société botanique de France*, 3e série, t. I, 1894, p. CLXVIII.)

quelquefois, il se produit à son extrémité une petite vésicule qui fournit, comme dans les autres espèces, un ou plusieurs rameaux. Enfin, dans d'autres cas, il présente à sa base une série de petits renflements séparés par des étranglements. Les noyaux et le protoplasme de la spore suivent la marche générale que nous avons indiquée dans le filament germinatif de l'écidiospore et de l'urédospore.

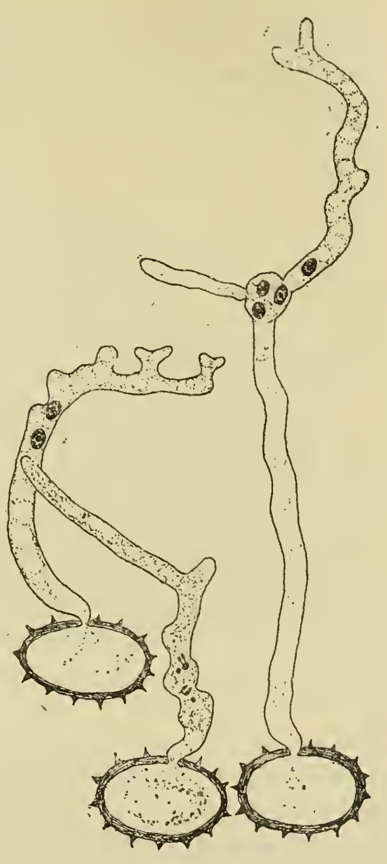


FIG. 67. — *Peridermium Pini* : germination de l'écidiospore (grossissement 450).

Coleosporium Sunchi Pers.

La téleutospore des *Coleosporium* est formée, d'après Tulasne, de quatre cellules superposées poussant chacune un tube qui se couronne d'une sporidie (1). Aujourd'hui cette interprétation ne saurait être admise, car la téleutospore a été confondue avec son promycelium; nous avons (2), il y a deux ans, le premier, indiqué sa véritable nature.

Le *Coleosporium Sunchi* végète en automne sur le Laiteron ; il a beaucoup de ressemblance avec le *Coleosporium Senecionis;* les urédospores (fig. 68, *a*) n'offrent rien de particulier; mais les téleutospores sont produites en plus grande quantité.

(1) Tulasne. *L. c.*
(2) Consulter : *Le Botaniste*, 1894, 4e série, 1er et 2e fascicules, p. 50.

Celles-ci sont plus hautes que larges, leur contenu est très dense (fig. 68); elles adhèrent fortement les unes aux autres et donnent naissance à des sores compacts, entourés d'une substance mucilagineuse qui se colore en bleu par un mélange de phénol et d'hématoxyline de Böhmer. Elles sont unicellulaires et recouvertes par l'épiderme; leur formation a lieu du centre à la périphérie,

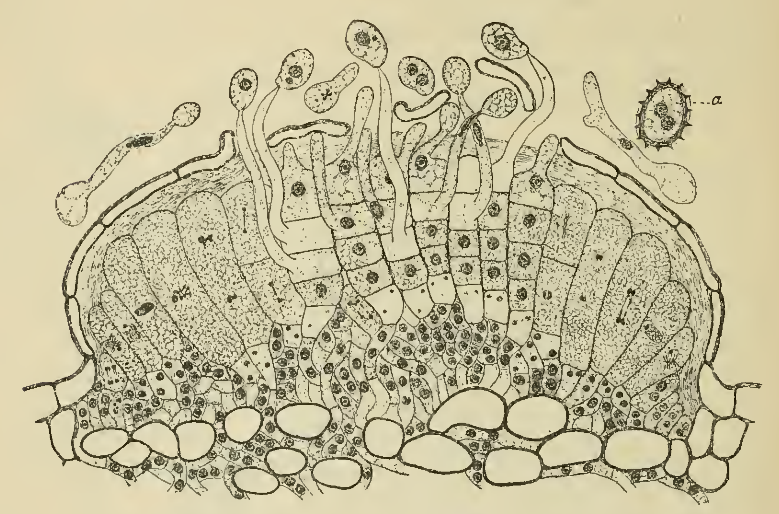


Fig. 68. — *Coleosporium Sunchi* (grossissement 600). Réd. 1/3.

comme chez les *Melampsora*, mais la division des noyaux est plus facile à mettre en évidence.

A l'extrémité du tube générateur, qui est légèrement évasée, on distingue, au milieu d'un protoplasme abondant, deux noyaux nucléolés. Ces noyaux occupent d'abord une position quelconque, mais au moment de la karyokinèse, ils se portent côte à côte au même niveau et commencent simultanément leur bipartition. Les deux figures karyokinétiques présentent chacune deux chromosomes relativement gros, séparés par une ligne claire (fig. 69, I); elles sont parallèles entre elles et dirigées sui-

vant le grand axe du tube ; les nucléoles sont placés sur le côté, sans rapport de position déterminée.

A ce moment, chaque chromosome s'étire, s'amincit en son milieu comme si l'on avait affaire à un bâton de substance visqueuse aux extrémités duquel on exercerait une traction. Bientôt la scission suivant l'équateur est complète ; les deux moitiés sont piriformes, elles se portent en sens opposé vers les pôles et s'unissent de la partie renflée à la pointe, qui est tournée vers l'équateur, avec les deux moitiés du chromosome correspondant. Il se forme ainsi quatre noyaux-filles groupés par deux en haut et en bas. Chaque groupe est ensuite isolé à l'aide d'une cloison transversale. La cellule terminale fournit la spore, la cellule inférieure reste stérile : elle correspond à un pédicelle rudimentaire.

Le même mode de division se retrouve dans le thalle, ce qui fait que les articles ont normalement deux noyaux renfermant chacun deux chromosomes.

Après la karyokinèse, les deux noyaux de la cellule inférieure perdent peu à peu de leur netteté et disparaissent, tandis que ceux de la spore augmentent rapidement de volume : ce sont ces derniers qui, en se fusionnant, forment le noyau sexuel.

Au moment de la fusion, chaque noyau copulateur présente (fig. 69, II), après la disparition de la membrane nucléaire, un certain nombre de segments en forme d'arc, dans chacun desquels on voit une rangée de petites granulations réunies par une substance incolore, la linine. Il est très facile de se rendre compte de cette particularité en traitant les coupes par un mélange de phénol et d'hématoxyline de Grenacher. Au bout de deux heures de coloration, on lave les coupes au phénol et on examine dans ce même liquide. Après le lavage, on peut même les monter directement dans le Baume de Canada sans qu'il se produise de contraction. Alors, la chromatine apparaît sous

forme de petits grains sphériques placés à des intervalles égaux et réunis en chapelet par une substance transpa-

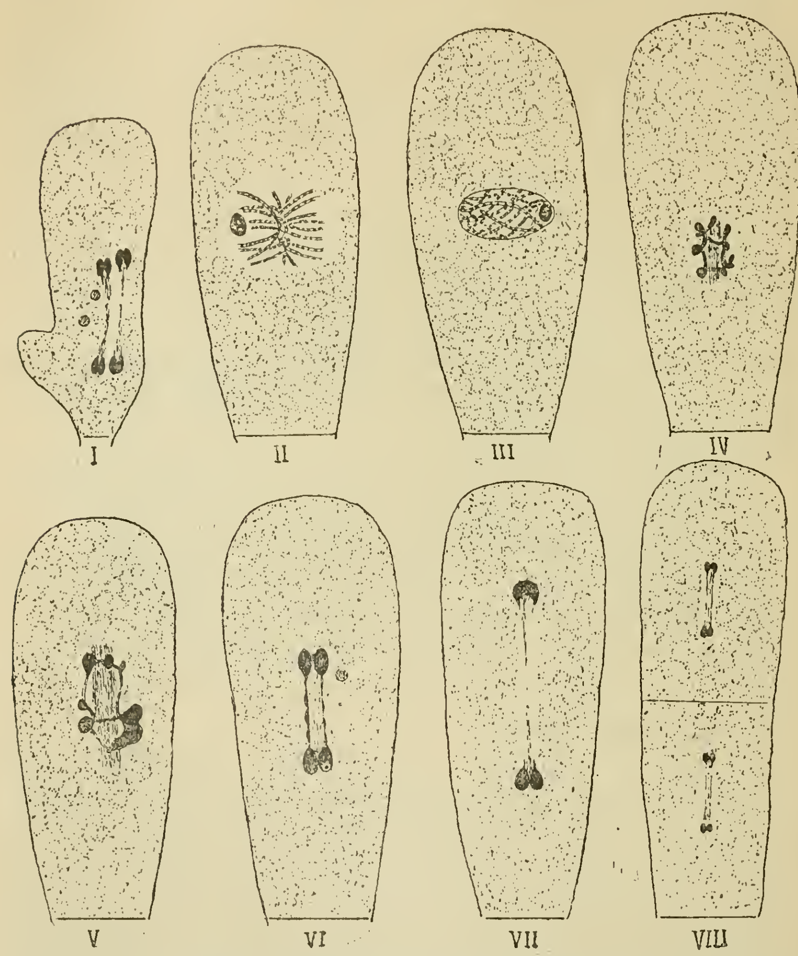


Fig. 69. — Développement, fécondation et germination de la téleutospore du *Coleosporium Sunchi* (grossissement environ 1500).

rente. Cette disposition rappelle celle qui a été indiquée par M. Guignard (1) chez les Phanérogames.

(1) Guignard: *Nouvelles études sur la fécondation* (An. sc. nat., 1891).

Quand les noyaux copulateurs sont arrivés au contact, les nucléoles se pénètrent très vite, en même temps les segments se mélangent et s'enchevêtrent de manière à former un réseau inextricable.

Le noyau sexuel (fig. 69, III) est volumineux ; il occupe le centre de la loge et a la forme d'une navette dont le grand axe serait horizontal. Le nucléole occupe une position excentrique; de volumineux qu'il est d'abord, il devient de moins en moins apparent et finit par disparaître pendant la karyokinèse. Il présente quelquefois plusieurs petits points brillants, mais nous ne saurions dire si ce sont des vacuoles ou des nucléolules. Il nous est également impossible de dire avec certitude si les différents segments des noyaux copulateurs s'unissent bout à bout pour ne former qu'un seul filament, ou s'ils restent distincts à l'intérieur de la membrane nucléaire du noyau sexuel ; ils sont trop entortillés pour pouvoir les suivre. Cependant, au premier stade de la division, il nous a paru n'y avoir qu'un seul cordon ; de même, il n'y a qu'un seul cordon chromatique dans les noyaux de la première génération, car il est quelquefois possible de le voir complètement déroulé en deux branches ondulées; les ondulations correspondent évidemment aux replis du filament à l'état de peloton.

Etudions maintenant les changements morphologiques présentés par l'œuf pendant la germination.

Cette germination a lieu sur place, aussitôt après la fécondation. Elle se traduit, contrairement aux espèces que nous venons d'étudier, par la formation d'un promycelium interne qui se divise en quatre cellules. Pendant ce temps, le noyau sexuel subit d'importantes modifications dont la plupart ont été déjà indiquées, il est vrai, dans le *Gym. clavariæforme*, mais sur la nature desquelles il n'est pas inutile de revenir, telles que formation des chromosomes, réduction du nombre des chromosomes et de la

quantité de la substance chromatique. En outre, on pourra très facilement renouveler nos expériences sur cette plante qui est une des plus favorables aux recherches histologiques.

La division du noyau sexuel s'annonce (fig. 69, IV et V) à l'intérieur de la téleutospore par la disparition de la membrane nucléaire; le nucléole, quand il existe, se trouve ordinairement à une faible distance sur le côté. Le contour devient irrégulier, la coloration est plus intense; cela tient, très probablement, au rapprochement des granulations chromatiques et à la contraction du filament nucléaire.

En même temps que ce dernier se raccourcit, son épaisseur augmente; par suite, son trajet sinueux est plus facile à suivre qu'à la période de repos. Si les segments des noyaux copulateurs restaient distincts, on devrait, au moins, apercevoir quelques extrémités libres ; mais c'est précisément ce que ne confirme pas l'observation. On est donc obligé d'admettre qu'au moment de la fécondation, ces segments se sont soudés bout à bout et qu'il n'y a qu'un seul cordon. Ce cordon décrit un certain nombre de replis qui s'anastomosent et qui forment sur les côtés de petites proéminences réunies par des étranglements.

Aussitôt, dans beaucoup de cas, on voit apparaître, au centre, un axe de substance achromatique qui paraît tirer son origine du noyau ; c'est suivant cet axe, parallèle au grand diamètre de la cellule, que la charpente chromatique s'allonge et que le cordon nucléaire se coupe en deux moitiés qui se ratatinent sur les côtés. On obtient ainsi, à droite et à gauche, deux chromosomes compacts, toruleux, dans lesquels on ne distingue aucune structure. Ces corps sont le plus souvent parallèles entre eux, quelquefois en forme de V.

La scission transversale de chacun des chromosomes, ou plutôt la séparation de leurs deux moitiés se manifeste vers

l'équateur par un étranglement (fig. 69, VI). Au fur et à mesure que ces moitiés ou chromosomes secondaires s'éloignent deux à deux pour se porter vers les pôles, on les voit prendre la forme d'une poire dont la pointe regarde l'équateur.

Lorsqu'ils sont arrivés aux pôles (fig. 69, VII), ils se fusionnent deux à deux par la partie renflée, et quand les pointes sont rétractées, les nouveaux noyaux ont généralement l'aspect d'arc ou de croissant. Si, au contraire, les chromosomes sont rapprochés de manière à se confondre dans toute la longueur, la figure karyokinétique prend la forme d'une haltère dont chacune des masses serait un noyau-fille. La durée de ce stade est beaucoup plus longue que celle des autres stades de la division.

Pendant que l'étranglement des chromosomes primitifs s'est effectué, l'axe achromatique s'est beaucoup allongé ; sa partie moyenne s'est détruite et les noyaux-filles ou noyaux de la première génération se sont écartés et sont devenus indépendants. A ce moment, ces derniers ne possèdent chacun que la moitié de la substance chromatique du noyau générateur ; le stade de repos leur serait nécessaire pour récupérer leurs éléments chromatiques ; mais il n'en est pas ainsi, une nouvelle division suit immédiatement la première. C'est la raison pour laquelle la substance chromatique reste compacte et dépourvue de nucléole. Quelquefois, on aperçoit au milieu un point transparent, mais ce point ne paraît être autre chose que l'extrémité de l'axe achromatique dont la partie médiane vient de disparaître. Les deux nouvelles figures karyokinétiques sont déjà formées quand la cloison médiane fait son apparition (fig. 69, VIII) ; leur formation a lieu comme précédemment, mais les chromosomes sont moitié plus petits, par conséquent leur volume se trouve ramené à ce qu'il était dans le thalle.

On peut facilement s'en convaincre en comparant entre

elles les figures 69,VII, et 69,VIII, qui, toutes, ont été dessinées au même grossissement à l'aide de la chambre claire. Il se produit donc ici une véritable réduction de la substance chromatique, analogue à celle qui a lieu dans les autres promycelium ; de plus, la présence constante du même nombre de chromosomes dans tous les noyaux démontre que ces éléments se sont intimement soudés pendant la fécondation et que, lors de la première bipartition, leur nombre se trouve réduit de moitié.

Les noyaux de la seconde génération, ainsi réduits, s'isolent à l'aide de deux nouvelles cloisons et passent maintenant à l'état de repos. Alors la téleutospore est divisée en quatre cellules uninucléées directement superposées (fig. 68) : ce sont ces cellules que l'on comparait autrefois avec les loges des autres téleutospores, bien qu'elles ne soient que des cellules promycéliennes. Chacune d'elles émet bientôt un tube qui dissocie les cellules épidermiques et se termine par une sporidie réniforme, dans laquelle se portent, à travers le tube, le protoplasme et le noyau.

Dans ce passage, le noyau s'étire, la masse nucléaire est généralement en avant et le nucléole en arrière. Arrivé dans la sporidie, le noyau reprend aussitôt sa forme sphérique, laissant quelquefois son nucléole sur le côté. Puis la sporidie se détache de son pédicule, tombe et se prend bientôt à germer. La germination a lieu comme dans les autres espèces ; la substance chromatique du noyau se sépare de nouveau en deux chromosomes.

On remarque les mêmes phénomènes de végétation dans le *Coleosporium Cristagali* (1).

On ne peut donc s'empêcher de remarquer avec quelle netteté la considération d'une fécondation permet de

(1) MM. Poirault et Raciborsky ont également signalé un noyau à deux chromosomes dans la téleutospore du *Coleosporium Euphrasiæ*.

rectifier les idées actuelles sur la téleutospore des *Coleosporium*. Cette dernière était présentée jusqu'ici comme une téleutospore à plusieurs cellules ; on y supposait l'absence d'un promycelium ou d'une formation analogue. Or, nous voyons que la téleutospore est, en réalité, simple comme celle des *Melampsora ;* il s'y produit une fusion de deux noyaux en un seul noyau sexuel. C'est ce noyau qui se divise en quatre dans la téleutospore même, au lieu de le faire dans un promycelium externe.

Ce noyau suit dans son évolution les règles formulées par M. Dangeard chez les Basidiomycètes (1). Ce sont ces règles qui nous ont permis d'établir la véritable interprétation de la nature de cette téleutospore et de saisir en même temps ses affinités avec la probaside des Trémellacées dont nous avons étudié tout récemment un type, afin de pouvoir montrer les rapports qui existent entre ces deux sortes d'organes.

Les dix genres que nous venons d'examiner peuvent être répartis de la manière suivante :

Promycelium externe	Téleutospores	Pédicellées	Indépendantes	1 loge	Uromyces.
				2 »	Puccinia.
				3 »	Triphragmium.
				4 à 11 loges	Phragmidium.
			Gélatineuses	2 loges	Gymnosporangium.
		Sessiles	réunies en croûtes	1 loge	Melampsora.
				4 » (long.)	Thecopsora.
			» en série confluente		Cronartium.
Promycelium interne (Probaside)					Coleosporium.
Pseudo-promycelium					Endophyllum.

(1) P.-A. Dangeard. *Loc. cit.*

DEUXIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET RÉSUMÉ

Le noyau ayant fait le principal objet de nos recherches, c'est par lui que nous commencerons le résumé de nos travaux ; nous passerons ensuite en revue l'appareil végétatif, l'appareil fructifère et la fécondation.

A. — Noyau.

L'étude du noyau nous a conduit aux résultats suivants :

Structure et modification du noyau. — Le noyau présente sensiblement la même structure dans tous les genres et espèces. Il est limité, à la périphérie, par une mince enveloppe ne se colorant pas par les réactifs de la nucléine ; à l'intérieur, on distingue des replis chromatiques nombreux, dirigés dans tous les sens, entre lesquels se trouve un hyaloplasme plus ou moins dense ; enfin, vers le centre, existe un nucléole entouré d'une zone claire. Lorsque le noyau atteint un certain volume, comme dans le *Coleosporium Sunchi,* il est possible de voir que les replis appartiennent à un filament nucléaire pelotonné, dans lequel on aperçoit une rangée de granules chromatiques, et, si cet aspect ne se présente pas dans toutes les espèces, c'est que les noyaux sont trop petits et que les replis se trouvent, par suite, trop serrés les uns contre les autres. Cette structure rappelle celle qui a été indiquée par M. Guignard

dans le noyau des Phanérogames (1). Les éléments sont plus petits, c'est la seule différence.

La forme normale est celle d'une sphère; cependant le noyau peut devenir elliptique ou prendre un contour plus ou moins irrégulier ; d'autres fois, dans les filaments en voie de croissance, il s'allonge sous forme de bâtonnet; enfin, quand il traverse un espace resserré, il modifie sa forme, il s'étire comme celui des Basidiomycètes et des Arthropodes, et, quand il a passé le détroit, il reprend sa forme définitive. C'est ainsi qu'en passant à travers les pores germinatifs, les spicules et les ramifications du thalle, on le voit prendre tantôt la forme d'une poire, tantôt celle d'une haltère. Dans ce passage, le nucléole reste généralement placé en arrière. Dans la partie renflée, on aperçoit des replis qui se présentent comme dans le noyau à l'état de repos ; dans la partie rétrécie, les replis font place à une masse qui est striée dans le sens de la longueur.

Les noyaux peuvent être très petits; et alors ils se montrent sous l'aspect d'une simple tache chromatique uniformément colorée en tous ses points et dépourvue de membrane. De cet état on passe aux suivants. Le nucléole étant placé sur le côté, la masse chromatique se dispose suivant un arc, un double trait ou bien encore un gros cordon déroulé, tantôt sous forme d'S, de fer à cheval, tantôt plié en deux branches ondulées ; ces différents états précèdent la division indirecte.

Les noyaux d'une même espèce sont loin d'avoir partout la même taille ; les uns, ceux du mycelium, sont petits; les autres, ceux des spores, sont trois ou quatre fois plus gros. Les nucléoles présentent également les mêmes variations ; quand ils sont volumineux, ils ont au centre de leur masse une vacuole.

Les noyaux prennent, dans les espèces, différentes va-

(1) Guignard. *Loc. cit.*

riations de volume ; mais on en trouve beaucoup où les noyaux ont à peu près les mêmes dimensions (*Melampsora*, *Thecopsora*, *Cronartium*).

Les espèces qui nous ont été le plus favorables pour l'étude du noyau sont : *Coleosporium Sunchi*, *Gymnosporangium clavariæforme*, *Triphragmium Ulmariæ*, *Triphragmium Isopyri*, *Phragmidium Rubi*, *Puccinia Liliacearum*, *Uromyces Erythronii* et *Uromyces Ficariæ*.

Division du noyau. — Cette étude est celle qui offre le plus de difficultés, elle exige de longues et patientes recherches.

Il y a deux sortes de division, savoir : la division directe et la division indirecte.

1° *Division directe.* — Ce mode de division est de beaucoup le moins fréquent. On ne l'observe que dans les cellules âgées ou thalle. Dans cette division, le noyau s'allonge suivant le grand axe de la cellule, et se resserre au milieu ; les deux extrémités se renflent et ne sont plus réunies que par de petits trabécules qui finissent par se rompre (fig. 26). Il arrive parfois que les nouveaux noyaux subissent une seconde division avant la rupture des trabécules ; alors, on trouve trois ou quatre masses réunies par des étranglements. Pendant ce temps, le noyau ne change pas de coloration ; il conserve les mêmes affinités pour les réactifs qu'à l'état de repos. En outre, la cellule n'éprouve aucune modification ; elle reste entière, et son protoplasme devient de plus en plus vacuolaire. On doit donc considérer cette division comme un phénomène de sénilité, une évolution propre au noyau en rapport avec l'état particulier des cellules ; elle est analogue à celle qui a été décrite dans les cellules âgées des plantes vasculaires.

2° *Division indirecte.* — Le principal facteur qui intervient pour la multiplication des noyaux et des cellules est la division indirecte.

Dans le cycle complet du développement, on distingue la division indirecte normale et la division indirecte simultanée.

a. *Division indirecte normale.* — Quand le noyau se prépare à la division karyokinétique, il subit une série de modifications dont nous allons exposer les principaux détails. La membrane nucléaire disparaît, et le nucléole est abandonné à quelque distance sur le côté (fig. 1, 37, 69). Aussitôt les granules chromatiques se concentrent et se fusionnent de manière à donner naissance soit à une petite masse compacte, soit à un cordonnet tantôt déroulé sous forme de croissant, de fer à cheval ou d'S, tantôt pelotonné ou plié une fois sur lui-même. Puis, en même temps que survient la segmentation transversale de la substance chromatique, d'où résulte la formation des chromosomes, il apparaît au centre du noyau une ligne de substance achromatique sur la nature de laquelle il est bien difficile de se prononcer. On pourra néanmoins s'en faire une idée en la comparant à un petit fuseau nucléaire à droite et à gauche duquel se placent les deux chromosomes.

Le noyau, alors, se trouve réduit à deux petites plaques qui se colorent fortement par l'hématoxyline. Ces plaques sont au même niveau, parallèles, ou en forme de 8 et dirigées suivant le grand axe de la cellule.

Au stade suivant, chaque chromosome s'allonge en une petite bandelette qui se renfle bientôt en massue à ses deux extrémités, tandis qu'elle s'amincit peu à peu au milieu et se sépare en deux moitiés ou chromosomes secondaires. Il ne s'agit pas là d'un processus particulier de division indirecte : rien ne le prouve. Comme les chromosomes sont souvent réduits, ici, à de courts bâtonnets ou à de simples points chromatiques, il est très difficile, dans ces conditions, d'établir avec certitude si on a

affaire à une segmentation transversale ou à une division longitudinale. Quoi qu'il en soit, après la scission, les chromosomes secondaires forment deux couples qui s'écartent progressivement de l'équateur, de telle manière que, des deux chromosomes jumeaux, l'un se porte invariablement dans l'un des couples, l'autre dans l'autre couple. Arrivés aux pôles, chacun des couples donne naissance à un noyau-fille.

Les *noyaux-filles* comme le *noyau-mère* ont donc *deux chromosomes.*

A ce stade, la substance achromatique s'est allongée, sa partie moyenne s'est détruite et les noyaux-filles s'écartent peu à peu de l'équateur. Chacun d'eux prend ensuite les caractères du noyau à l'état de repos. Le nucléole, qui jusqu'ici était resté apparent, cesse d'être visible et se fond dans le protoplasme comme celui des Basidiomycètes (1). Plus tard, entre les noyaux, il apparaît une cloison transversale qui délimite deux nouvelles cellules.

b. Division indirecte simultanée. — Le processus que nous venons d'exposer existe depuis la sporidie jusqu'au moment de la formation de l'écide ; mais, à partir de cet instant du développement, il paraît y avoir avortement de la cloison médiane et les deux noyaux se divisent en même temps (fig. 5). Les deux figures karyokinétiques sont au même niveau, et chacune d'elles se constitue comme précédemment avec deux chromosomes. Les noyaux-filles se séparent à l'aide d'une cloison transversale en deux couples.

A la suite de ce dernier mode de division, d'où résultent des articles à deux noyaux, la plante a ou n'a pas modifié sa structure. Alors, de deux choses l'une : ou l'article vaut

(1) Dangeard. *Recherches sur les Basidiomycètes, loc. cit.*

deux cellules, ou l'article ne vaut qu'une cellule, par conséquent comment faut-il considérer les noyaux qui se divisent en même temps ? Doit-on les considérer comme des demi-noyaux et dire que leur division est conjuguée ? Ou bien, faut-il les considérer comme des noyaux entiers, équivalents chacun à l'ensemble de la charpente chromatique d'un noyau ordinaire, et ayant par suite une tout autre valeur que des demi-noyaux ? A cet égard, l'étude minutieuse à laquelle nous nous sommes livré, ne laisse prise, nous croyons, à aucun doute.

Mais précisons. Si, par exemple, à la division normale du noyau à deux chromosomes succédait une division simultanée où les deux figures karyokinétiques n'auraient chacune qu'un seul chromosome, on pourrait dire que le noyau primitif s'est dédoublé en deux demi-noyaux et que la cellule égale l'article. Mais ici ce n'est pas le cas : les noyaux présentent à tous les stades du développement deux chromosomes; par suite, on est forcément obligé d'admettre que ce sont des noyaux entiers qui, en se portant au même niveau, ont donné les deux figures karyokinétiques et que l'article vaut deux cellules.

Il existe cependant, dans quelques préparations, des noyaux qui ne présentent qu'une seule masse chromatique, laquelle s'étire suivant la ligne des pôles et qui s'étrangle au milieu comme s'il s'agissait d'un seul chromosome; mais ce phénomène accompagne aussi bien la division indirecte normale que la division indirecte simultanée ; par conséquent, il ne saurait être un argument contraire à nos observations. Ce processus de division doit être considéré comme formé par le rapprochement de deux chromosomes; car il aboutit au même résultat que la division indirecte. Par conséquent, la question des demi-noyaux, pas plus que celle de la division conjuguée, ne saurait être admise. A notre avis, la division simultanée n'a d'autre but que d'amener dans les noyaux qui habitent le même ar-

ticle une différence d'origine dans les noyaux sexuels (1).

Cette différence d'origine des noyaux sexuels existe aussi dans d'autres champignons. Ainsi, alors que nous la trouvions chez les Urédinées, M. Dangeard arrivait au

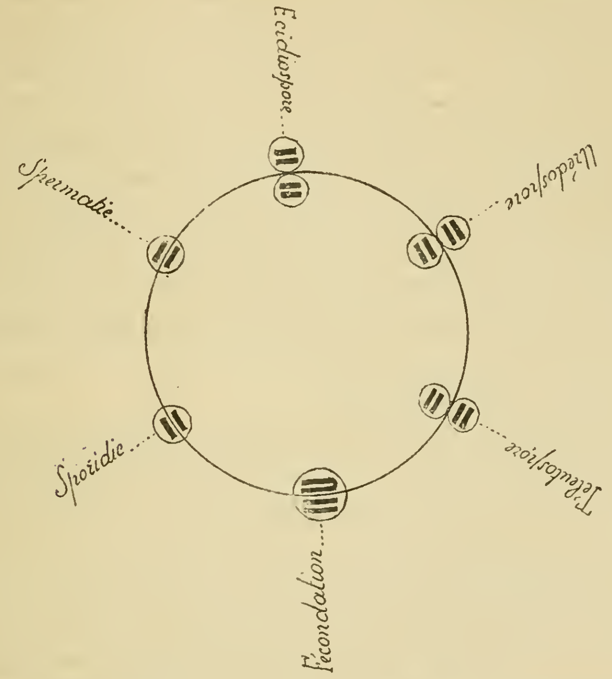


FIG. 70. — Figure schématique indiquant la marche du noyau dans le cycle complet du développement de l'Urédinée.

même résultat dans la Pézize (2) ; mais chez les Urédinées, on peut la suivre beaucoup plus loin.

Le schéma que nous donnons ci-dessus (fig. 70) établit

(1) Nous avons, le premier, signalé cette différence d'origine des noyaux sexuels dans une note publiée le 1er août 1895. Cinq jours plus tard, MM. Poirault et Raciborsky, reconnaissant les erreurs contenues dans leur première note, arrivaient à la même conclusion sur cette origine différente des noyaux.

(2) P.-A. Dangeard. *Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes* (Le Botaniste, 4e série, 1er août 1895).

clairement cette origine à partir de l'écide ; de plus, il permet de se rendre compte, durant le cycle complet du développement, de la marche côte à côte des noyaux. Dans la sporidie, la spermatie, nous n'avons figuré qu'un seul noyau et deux chromosomes ; dans l'écidiospore, l'urédospore et la téleutospore, deux noyaux à deux chromosomes. Dans cette dernière, les noyaux se rapprochent et se fusionnent en un seul noyau sexuel très gros qui devient susceptible de fournir par deux bipartitions successives quatre noyaux embryonnaires de structure normale. L'ensemble de ces phénomènes se montre avec beaucoup de netteté dans le *Phragmidium Rubi* et le *Phragmidium subcorticium*, et dans toutes les espèces hétéroïques. Dans les espèces monoïques raccourcies, la division simultanée ne commence qu'au moment ou peu avant la formation des appareils autres que la spermogonie.

La notion de l'origine des noyaux, telle que nous venons de l'établir, peut servir, dans certains cas, à vérifier les phénomènes d'hétérœcie. C'est ainsi que nous avons fait entrevoir que les *Melampsora* et les *Cronartium*, qui commencent leur végétation par une division simultanée, ne représentent qu'une partie du développement. Il n'est, en effet, aucune espèce qui débute autrement que par une division indirecte normale ; du moins nous n'en connaissons pas d'exemple.

Dans chaque espèce, il faut donc admettre qu'il existe une division indirecte normale fournissant des cellules avec un seul noyau et une division indirecte simultanée donnant des articles avec deux noyaux.

Si maintenant nous rapprochons la division indirecte du noyau des Urédinées de ce que nous a appris M. Guignard de la karyokinèse chez les plantes Phanérogames, nous pouvons assimiler le cordon chromatique à celui qui fournit les vingt-quatre chromosomes du *Lilium Martagon*. La présence de deux chromosomes constitue ici la seule dif-

férence essentielle dans la marche du processus. La similitude avec les animaux est encore plus évidente ; elle est conforme aux observations de Van Beneden, Hertwig, Boveri, etc., chez l'*Ascaris megalocephala univalens;* la formation des chromosomes a lieu de la même façon (1). Il y a chez les Urédinées comme chez l'*Ascaris* deux chromosomes.

En ce qui concerne la question des centrosomes dont le rôle a été d'abord soupçonné par MM. Flemming, Van Beneden, Vedjovsky, Rabl, Boveri, et élucidé par Fol chez les animaux et par M. Guignard chez les plantes Phanérogames, nous ne saurions dire avec certitude s'il en existe. S'il y en a, ils doivent être très petits, et c'est peut-être pour cette raison qu'ils ont échappé à notre observation.

B. — Appareil végétatif.

Sous ce titre, nous résumerons nos observations sur le mycelium et les suçoirs ; nous verrons ensuite l'action du parasite sur la plante hospitalière.

Mycelium. — Le mycelium ou thalle se compose de filaments cloisonnés plus ou moins rameux qui parcourent les espaces intercellulaires et qui se fixent çà et là aux cellules de la plante hospitalière à l'aide de suçoirs.

Les filaments sont eux-mêmes formés de cellules et d'articles ; ces deux formations dépendent, comme nous venons de l'indiquer, du mode de division indirecte des noyaux. Les cellules dérivent de la division normale; les articles, de la division simultanée. Dans chaque espèce, au début de la végétation, il n'existe entre les cloisons qu'un seul noyau ; plus tard, on en trouve régulièrement deux. Dans les deux cas, quand, par exception, il en existe un plus grand nombre, ils paraissent dériver de la division directe. Ainsi, dans les espèces qui ont quatre

(1) Consulter Guignard, *Loc. cit.* ; Henneguy, *Loc. cit.*

appareils de fructification, la première partie du développement est normalement représentée par des cellules, tandis que la seconde l'est par des articles. On pourra étudier très avantageusement ce phénomène dans les espèces hétéroïques. Dans les espèces monoïques raccourcies, où les appareils apparaissent en même temps, on a à la fois des cellules et des articles. Il est probable que, dans ce cas, on a affaire à différents stades du développement. Enfin, quand il n'y a qu'un appareil téleutosporifère, on ne trouve régulièrement que des cellules (*P. Buxi*, *P. Malvacearum*). Cette différence de structure nous a préoccupé au début de nos recherches ; elle ne devait recevoir son explication que par l'étude des phénomènes de karyokinèse dont nous venons d'exposer les résultats.

Les filaments qui persistent d'une année à l'autre dans les tissus vivants, comme chez le *Gymnosporangium clavariæforme*, diffèrent souvent de ceux qui envahissent les organes annuels, d'abord par leur diamètre qui est plus grand, puis par leur membrane qui est plus épaisse. Néanmoins ces différences sont loin d'être constantes. Ainsi, dans le *Gymnosporangium Sabinæ*, qui hiberne sur les rameaux de la Sabine, nous n'avons pu établir aucune différence entre les filaments de l'année et ceux qui avaient persisté dans les parties vivaces de l'écorce.

En dehors de l'exemple que nous venons de citer, les tubes ont une paroi mince qui ne se colore pas sous l'influence de l'hématoxyline. Leur diamètre est sensiblement uniforme pour la même espèce; cependant, il peut subir de légères modifications, suivant que les tissus qu'ils habitent sont plus ou moins serrés (*Æcidium Berberidis*, *Restœlia cancellata*, etc.).

Les cellules terminales ont généralement un nombre double de noyaux : cela tient à ce que la cloison ne se forme pas immédiatement après la division du noyau; c'est à ces cellules qu'il faut s'adresser de préférence pour étu-

dier les phénomènes de karyokinèse. Elles renferment un protoplasme abondant qui devient de plus en plus vacuolaire au fur et à mesure qu'on s'éloigne de l'extrémité et qui finit par disparaître dans les cellules âgées : c'est là un phénomène d'ordre général qui se produit dans toutes les plantes.

Suçoirs. — Ces organes sont tout aussi bien développés que chez les Péronosporées. Ils existent dans toutes les espèces avec des formes très variables ; ils peuvent être vésiculaires, claviformes, spiralés, dichotomiques, branchus ou pelotonnés de diverses façons à l'intérieur des cellules hospitalières. Leur structure rappelle celle des cellules du mycelium, avec lesquelles ils communiquent, à l'aide d'un pédicule creux et étroit, lequel est très facile à observer dans les *Gymnosporangium*, *Coleosporium*, *Melampsora*, *Puccinia*, etc.

Quand le suçoir a traversé la membrane de la cellule hospitalière, il a une tendance très marquée à se porter du côté du noyau, et non seulement il fréquente son voisinage, mais il arrive quelquefois qu'il s'enroule autour de lui, en occasionnant certaines déformations. Il peut ainsi détourner avantageusement les produits de son élaboration, ce qui nous fait voir combien sont intimes les relations qui existent entre le parasite et son hôte.

Action du parasite sur la plante hospitalière. — Le parasite exerce surtout son action par l'intermédiaire des suçoirs, autour des points où se développent les appareils de fructification ; il se localise dans le parenchyme, rarement dans le sclérenchyme et le bois.

La présence des suçoirs dans les cellules ne les empêche pas de vivre ; elles conservent leur noyau et peuvent végéter encore quelque temps. Le noyau finit néanmoins, tôt ou tard, par perdre son contour régulier et sa chromatine ; par suite, la cellule cesse d'accomplir

ses fonctions. Parfois le contenu de la cellule est complètement désorganisé ; il se compose d'une masse granuleuse, jaunâtre, provenant très probablement de la destruction des produits du protoplasme : c'est ce qu'on observe dans les cellules malades du *Lycopsis arvensis* et des aiguilles du *Pinus silvestris*. Le plus souvent, le parasite stimule l'allongement et le cloisonnement des cellules ; il en résulte une hypertrophie des tissus qui se manifeste de diverses façons. Quand le mycelium envahit toute la plante, l'hypertrophie est générale ; c'est ainsi qu'agit l'*Endophyllum Euphorbiæ-silvaticæ* sur son support; les feuilles de l'Euphorbe sont larges et épaisses, les tiges sont trapues et ne portent généralement pas de fleurs ; ce phénomène est comparable à l'effet que produisent certaines Ustilaginées sur l'étamine et l'ovaire (1). Si, au contraire, le mycelium reste localisé autour d'un point déterminé, il se produit à cet endroit une sorte de galle ou d'épaississement. Cet épaississement peut devenir considérable sur les rameaux de Genévrier où hiberne le *Gymnosporangium*, et même très appréciable sur les tiges et les feuilles d'un grand nombre d'autres plantes attaquées, telles que l'Epine-vinette, le Poirier, le Sorbier, le Cratægus, etc... En un mot, le mycelium trouble l'arrangement normal des cellules ; il les dissocie, les épuise, soit directement, soit après cloisonnement, et amène, après un temps plus ou moins éloigné, la mort de l'organe.

(1) Consulter P.-A. Dangeard. *La reproduction sexuelle des champignons. Loc. cit.*, p. 247.

C. — Appareil fructifère.

On distingue quatre appareils de fructification, savoir :

Spermogonie.
Ecide.
Sores { Urédospores.
{ Téleutospores.

Nous résumerons ce qui a trait à chacun d'eux ; mais, avant d'entrer en matière, une remarque est ici nécessaire. Aujourd'hui, on connaît un certain nombre de champignons qui vivent en parasites sur les Urédinées ; ainsi, dans les écides, on en trouve une espèce qui produit, entre les spores, un appareil conidien ; on est porté à faire une fausse détermination. C'est ainsi que M. Vuillemin (1), étudiant l'*Endophyllum Sempervivi* et le *Peridermium Pini*, a attribué cet appareil à l'Urédinée, alors qu'en réalité il s'agissait d'un parasite qui n'avait pas échappé à l'observation de Tulasne et qui avait reçu de lui le nom de *Sphæria lepophaga* (2). C'est ce même parasite que nous avons décrit dans une note précédente sous le nom de *Tubercularia persicina* Ditm (3). Il n'y a donc pas lieu de nous y arrêter.

Spermogonie. — Les spermogonies des Urédinées ont été confondues pendant longtemps avec les sphéries des Pyrénomycètes ; c'est à Tulasne que l'on doit de connaître leur véritable nature et leur morphologie.

La paroi consiste en un feutrage duquel se dresse une

(1) Vuillemin (Paul). *Sur l'existence d'un appareil conidien chez les Urédinées. Loc. cit.*
Æcidiconium, genre nouveau d'Urédinées. (Comptes rendus, 2e semestre 1892, p. 966.)
(2) Tulasne. *Loc. cit.*
(3) Sappin-Trouffy. *Loc. cit.*

série de tubes droits et parallèles présentant à leur base une cloison transversale. A l'intérieur de chacun des tubes, il existe un protoplasme dense, vacuolaire, au milieu duquel se trouve logé un noyau dont la structure est la même que dans le thalle d'où il tire son origine.

Voyons maintenant comment naissent les spermaties (fig. 3). La papille qui va s'isoler et constituer la spermatie s'établit au sommet du tube ; elle est ovale et contient un protoplasme transparent ; elle est reliée au tube par un petit étranglement. A ce moment, le noyau se déplace et se porte vers la papille ; en même temps il entre en voie de division ; cette division se fait suivant le mode indirect ; le nucléole est abandonné sur l'un des côtés et ne tarde pas à disparaître ; les deux chromosomes sont petits, parallèles ou en forme d'X. La division se produit dans le plan perpendiculaire au grand axe, de telle sorte que le noyau-fille supérieur se trouve accolé à l'étranglement ; les deux chromosomes secondaires s'y engagent, et quand ils sont arrivés dans la spermatie, ils se fusionnent en un seul noyau qui peu après reprend sa structure normale. Pendant ce temps, l'étranglement se resserre et la spermatie n'est plus rattachée que par un mince pédicule qui finit par se rompre.

Le noyau-fille inférieur revient vers le centre du tube et s'organise comme un noyau à l'état de repos ; lorsqu'une seconde papille se formera au-dessous de la première, il subira une nouvelle bipartition. Il se forme successivement, de la manière qui vient d'être indiquée, un certain nombre de spermaties ; mais chacune d'elles n'emporte qu'un seul noyau qui peut se diviser plus tard.

Les mêmes phénomènes se répètent de même pour tous les tubes, si bien qu'un grand nombre de spermaties deviennent libres au sommet de l'appareil, tout en restant incluses dans une matière mucilagineuse.

Les spermogonies d'un grand nombre d'espèces ont la

forme d'une poire ; l'ouverture du sommet peut être garnie de cils courts (*Uromyces Erythronii*) ou ornée d'un pinceau de longs poils raides et dressés (*P. Graminis*, *P. Poarum*, *P. Liliacearum*, *Gymnosporangium*, *Endophyllum*). Ces poils sont étroits, pointus et pourvus d'une cloison à leur base ; dans leur contenu, qui est granuleux, on distingue un ou deux noyaux.

Ecide. — Les processus de division qui accompagnent la formation des écidiospores sont absolument différents de ceux que nous venons d'indiquer dans la spermogonie. Le filament sporifère, au lieu de n'avoir qu'un seul noyau, en contient normalement deux qui se divisent en même temps et au même niveau, ce qui fait que les spores emportent deux noyaux d'origine différente (fig. 5). Ces noyaux, en raison de leur volume qui est presque aussi grand que le diamètre du filament sporifère, sont d'abord superposés; mais, au moment de la division, la charpente chromatique se contractant, ils se portent dans le même plan horizontal. Les nucléoles sont gros et rejetés sur le côté ; ils présentent au centre un point brillant qui paraît correspondre à une vacuole. Les deux figures karyokinétiques sont généralement parallèles entre elles et à l'axe du tube; cependant, elles ont quelquefois l'aspect d'X ou de V ; elles renferment chacune deux chromosomes dont la scission a lieu suivant l'équateur, de sorte que les deux noyaux-filles supérieurs se portent au sommet granuleux du filament et s'isolent à l'aide d'une cloison transversale ; les deux autres restent dans le filament sporifère.

La cellule terminale qui vient de s'isoler n'est pas la spore ; elle divise bientôt ses noyaux chacun en deux autres qu'une cloison oblique ou transversale isole : les deux inférieurs dans une petite cellule ; les deux supérieurs dans une grande cellule. La petite cellule a la même origine que le pédicelle de l'urédospore et corres-

pond à la cellule intercalaire des auteurs ; la grande cellule forme l'écidiospore. Il se produit successivement de la même manière une certaine quantité d'écidiospores à l'extrémité d'un même filament sporifère, séparées par autant de cellules intercalaires qui sont généralement aplaties ou cunéiformes (*P. Graminis*, *P. Rubigo-vera*, *P. Violæ*, *P. Poarum*, *P. Anemone*, *Phrag. Rubi*, *Phrag. subcorticium*, *Cæoma Evonymi*, *Cæoma Arii*, *Endophyllum Euphorbiæ-silvaticæ*, *Peridermium Pini*, *Ur. Erythronii*), ou bien allongées en cylindre (*Gym. Sabinæ*, *Gym. clavariæforme*).

Les cellules du pseudo-peridium sont les homologues des cellules qui engendrent les écidiospores ; elles restent entières et emportent du filament générateur deux noyaux, lesquels perdent généralement la propriété de se diviser une seconde fois ; leur contour devient indécis et ils se placent contre la paroi de la cellule. Ces cellules sont polyédriques et intimement unies par leurs faces latérales de manière à constituer une enveloppe continue ; leur paroi externe a l'aspect d'un fin gaufrage ; elle s'épaissit fortement dans les *Gymnosporangium*.

A la maturité, le pseudo-peridium s'ouvre par des fentes latérales dans le *Gym. Sabinæ* ou par un pore terminal dans le *Gym. juniperinum;* il se réduit en lanières dans le *Gym. clavariæforme ;* enfin dans les autres espèces il laisse échapper les écidiospores par une large déchirure qui se produit au sommet. Dans toutes les espèces, il est accompagné d'une masse de filaments stériles qui viennent en aide pour la dissociation de l'épiderme et des cellules de parenchyme de la plante hospitalière ; dans le *Peridermium Pini*, on trouve en outre sur les côtés une couronne de poils stériles renflés à leur extrémité.

Le pseudo-peridium manque chez les *Phragmidium* et les *Cæoma;* par suite, les écidiospores deviennent libres aussitôt la rupture de l'épiderme. Dans ces dernières espèces

et le *Peridermium Pini*, l'écide est aplatie et s'établit immédiatement au-dessous de l'épiderme ; dans les espèces au contraire pourvues d'un pseudo-peridium, elle se forme plus ou moins profondément dans les tissus de la plante.

Les écidiospores se détachent en chapelet à l'extrémité du filament sporifère; elles sont d'abord polyédriques; puis, au moment de leur mise en liberté, elles deviennent sphériques ou elliptiques. Leur contenu est formé d'un protoplasme à larges mailles, au milieu duquel on distingue deux gros noyaux nucléolés, isolés ou placés côte à côte sans se fusionner. Dans les jeunes spores, les nucléoles se montrent quelquefois sur le côté de la substance chromatique ; mais plus tard, lors de la formation de la membrane nucléaire, ils sont toujours ramenés à l'intérieur des noyaux, de sorte qu'il est impossible de les confondre avec ces corpuscules spéciaux qui ont reçu le nom de centrosomes et d'élaïoplastes. La paroi de la spore comprend une exospore qui porte de fines épines et une endospore ; à l'extérieur, on trouve les restes de la membrane primitive du tube. L'exospore présente de 8 à 12 pores germinatifs qui correspondent à autant de points transparents ; elle est très épaisse chez les *Gymnosporangium* et l'épaississement paraît être en relation étroite avec la persistance du pouvoir germinatif qui se manifeste dans ces sortes de spores.

Les cellules intercalaires, au contraire, perdent peu à peu leur protoplasme ; les noyaux se désorganisent et deviennent très petits; finalement, la paroi se gélifie et les écidiospores deviennent libres au sommet de l'écide. Cette gélification a lieu de bonne heure chez les *Phragmidium* et les *Cæoma*.

L'écidiospore, semée à la surface de l'eau, ne tarde pas à germer; le protoplasme se gonfle et proémine en papille à travers les pores. Il peut y avoir un certain nombre de papilles, mais une seule se développe normalement en un filament : c'est celle qui reçoit les noyaux. Dans les *Gym-*

nosporangium, la germination est tardive et difficile à obtenir ; il faut attendre quelquefois longtemps ; mais le filament germinatif se comporte partout de la même façon. Il est le point de départ d'un thalle composé d'articles à deux noyaux d'origine différente.

Le protoplasme de la spore passe entièrement dans le filament, entraînant les deux noyaux (fig. 6). Ceux-ci, en raison de leur diamètre qui est presque aussi grand que celui du tube, cheminent quelque temps l'un au-dessous de l'autre; mais, au moment de la division, ils se contractent, expulsent leurs nucléoles et prennent place au même niveau. La division a lieu en même temps et perpendiculairement au grand axe. A chacun des pôles, il se constitue un couple de noyaux-filles qui s'écartent progressivement de l'équateur et qui, en même temps qu'ils acquièrent les caractères des noyaux à l'état de repos, se superposent en une seule file. Plus tard, entre les deux couples, il s'établit une cloison transversale délimitant des articles à deux noyaux. Dans la plupart des germinations qu'on obtient sur l'eau, la cloison transversale manque parce que le protoplasma se détruit avant sa formation. Mais ce ne sont pas là les phénomènes de la germination normale.

Les articles qui correspondent à ce stade de développement dans les tissus de la plante hospitalière, présentent régulièrement deux noyaux. Le protoplasme, dans sa marche continue à l'extrémité du tube, ne pouvant se régénérer, devient de plus en plus vacuolaire et s'isole à la base à l'aide d'une ou de plusieurs cloisons. Quand, sur le trajet du filament, il se produit une vésicule, le protoplasme s'y condense et y entraîne les noyaux. Ces vésicules germent en donnant un tube plus grêle que le filament générateur ou une seconde vésicule. Ces formations ne se rencontrent pas dans la plante hospitalière ; elles ne paraissent se produire que si le filament émerge du liquide dans lequel la spore est plongée pendant la germination.

Dans l'*Endophyllum Euphorbiæ-Silvaticæ*, la prétendue corbeille à téleutospores se comporte, au point de vue histologique, comme une écide. La présence d'un promycelium lors de la germination en fait la seule différence. Mais cette formation, contrairement à ce qu'on pourrait croire, est absolument indépendante de tout phénomène de fécondation. La spore contient, comme toute écidiospore, deux gros noyaux nucléolés, entourés d'un protoplasme à larges mailles (fig. 61). Arrivés dans le promycelium, ces noyaux se comportent comme dans un simple filament germinatif, c'est-à-dire qu'ils se divisent simultanément au même niveau du tube ; seulement, au lieu d'une seule cloison médiane accompagnant la double figure karyokinétique, il s'en forme de chaque côté deux autres qui isolent les noyaux de chacun des couples polaires. Le promycelium se trouve ainsi divisé en quatre cellules uninucléées qui fournissent chacune une sporidie. En conséquence, les phénomènes de division simultanée commencés dans les filaments sporifères se trouvent brusquement arrêtés par l'apparition des sporidies. Chaque sporidie se détache emportant un des noyaux, et recommence, comme s'il s'agissait d'une téleutospore, une nouvelle végétation. La plante, grâce à ce mode particulier de germination, supplée au défaut de fécondation et se reproduit de génération en génération par un procédé bien différent des autres espèces. Son évolution représente la première partie du développement d'une espèce hétéroïque.

Malgré les difficultés que présentait cette étude, on voit que nous sommes arrivé à reconnaître, d'une part, que les noyaux des sporidies n'avaient pas la même origine, ce qui enlève toute idée de comparaison avec la germination d'une téleutospore où les sporidies ont toutes la même valeur ; d'autre part, que les caractères histologiques de l'*Endophyllum* sont les mêmes que dans une écide.

Sore à urédospores. — Le sore est le siège des mêmes phénomènes de division simultanée que l'écide ; la principale différence réside dans le mode de cloisonnement. La cellule hyméniale ou tube générateur de l'urédospore, au lieu de détacher un fragment terminal, fournit ici à sa surface une papille qui reçoit, par division indirecte, deux noyaux de la cellule-mère (fig. 8). La papille s'allonge de plus en plus et s'isole à la base par une cloison. Chacun des noyaux de la papille subit, en même temps, une dernière bipartition transversale accompagnée de la formation d'une cloison délimitant le pédicelle de la spore : spore et pédicelle ont donc chacun deux noyaux. Le même tube peut fournir par le même procédé deux ou trois urédospores. Nous avons observé ce mode de formation dans les *Uromyces*, *Puccinia*, *Triphragmium*, *Phragmidium*, *Melampsora* et *Cronartium* ; chez les *Coleosporium*, le développement est identique à celui des *Cæoma*. Dans tous les genres, le nombre des noyaux est en relation étroite avec celui des filaments germinatifs. L'urédospore manque chez les *Gymnosporangium* et les *Endophyllum*.

Les noyaux de l'urédospore augmentent considérablement de volume ; ils présentent la même structure que dans l'écide correspondante, et ils sont reliés par des traînées de protoplasme à la couche pariétale. Dans le pédicelle, au contraire, ils conservent leur taille primitive et ne tardent pas à disparaître ; cependant, ils peuvent quelquefois rester visibles après la chute de la spore (*Uromyces*, *Puccinia*, *Phragmidium*). Les paraphyses, souvent très longues, ne renferment que deux noyaux. Elles sont cylindriques ou claviformes (*Uromyces*, *Puccinia*, *Phragmidium*, *Triphragmium*), capitées (*Melampsora*) ou réunies en un pseudo-peridium et cloisonnées (*Melampsora betulina*, *Cronartium flaccidum*).

Les fructifications s'établissent au-dessous de l'épiderme qu'elles refoulent sur les côtés pour se montrer à l'exté-

rieur, et ce n'est que par exception qu'elles peuvent se former à l'intérieur des tissus de la plante hospitalière (*P. Porri*).

La cutinisation de la spore est généralement plus intense que dans l'écidiospore ; le nombre des pores est également moins élevé, il varie de deux à huit ; ces ouvertures sont sphériques ou elliptiques et creusées dans l'épaisseur de l'exospore. Il arrive souvent que le protoplasme s'y avance en guise de bouchon entouré par l'endospore (*P. Graminis*) (fig. 16). La surface est garnie de fines épines. On peut même voir, à l'extérieur de l'exospore, la membrane primitive qui reste incolore par l'action des réactifs.

La germination est identique à celle des écidiospores ; il n'y a jamais formation de sporidies. Le tube germinatif est simple ou ramifié ; il présente quelquefois des vésicules à paroi épaisse où l'iode donne une coloration bleue caractéristique de l'amidon (*Pu. Graminis*).

La division des noyaux est simultanée, et le thalle qui en résulte est composé de noyaux dérivant de deux souches différentes.

Sore à téleutospores. — La téleutospore est le point où se terminera la division simultanée ; dans chacune des loges, les noyaux se fusionnent deux à deux en un seul noyau sexuel qui devient le point de départ d'une nouvelle division normale.

La formation des téleutospores débute par les mêmes divisions et le même mode de cloisonnement que l'urédospore ; ce n'est que plus tard que surviennent certaines modifications qui servent à caractériser les genres et dont nous allons examiner les principaux caractères.

Lorsque les téleutospores sont unicellulaires comme chez les *Uromyces*, il est impossible de les distinguer au début des urédospores ; le développement se produit de la même façon. La spore, comme le pédicelle, possède deux

noyaux. Ces noyaux, dans la spore, sont placés à l'intersection des mailles d'un protoplasme trabéculaire et à quelque distance l'un de l'autre.

Quand les téleutospores sont bi-cellulaires comme chez les *Puccinia* et les *Gymnosporangium*, les premiers stades de développement sont aussi identiques à ceux de l'urédospore ; la téleutospore se complète ensuite par une dernière division transversale et simultanée des noyaux de la spore, avec formation d'une cloison au milieu. Chaque loge se trouve ainsi tout naturellement constituée avec deux noyaux d'origine différente. Chez les *Puccinia*, les noyaux n'ont en général qu'un volume relativement faible, tandis que chez les *Gymnosporangium* ils peuvent atteindre la taille de ceux de certaines Phanérogames (*Gymnosp. clavariæforme*). Ils occupent le centre de chacune des loges.

Jusqu'ici le développement est exclusivement basifuge ; mais dans la téleutospore à trois cellules des *Triphragmium*, il est à la fois basifuge ou basipète, suivant qu'on s'adresse pour l'étudier au *Triph. Isopyri* ou au *Triph. Ulmariæ*.

Examinons d'abord le *Triphragmium Isopyri*.

Dans cette espèce, les deux premières loges se forment comme chez les *Puccinia* ou les *Gymnosporangium;* les modifications qui surviennent sont entièrement liées au mode de division de la loge supérieure. La division a lieu non plus transversalement, mais longitudinalement, de sorte que la cloison qui s'établit perpendiculairement à la double figure karyokinétique, isole à droite et à gauche deux nouvelles cellules. On obtient ainsi par ce mécanisme trois cellules disposées en triangle.

Dans le *Triphragmium Ulmariæ,* les choses sont un peu différentes. Les divisions se succèdent dans les noyaux-filles inférieurs, et le développement est basipète. C'est la cellule terminale qui se forme la première. La division

qui lui donne naissance s'effectue suivant le procédé général. La seconde cellule s'établit au-dessous de la première et la rejette sur le côté. Elle résulte d'une division simultanée oblique accompagnée d'une cloison perpendiculaire. Enfin, la téleutospore se complète par une dernière bipartition des noyaux-filles inférieurs, avec formation d'une cloison transversale délimitant la cellule inférieure du pédicelle. La disposition des cellules est la même que dans le *Triphragmium Isopyri ;* il n'y a de changé que l'ordre de parenté des noyaux.

Dans les deux espèces, les noyaux des loges sont gros et renferment de très beaux nucléoles ; le protoplasme qui les entoure est disposé en un réseau à larges mailles.

Si les loges sont disposées en série linéaire comme chez les *Phragmidium*, les cloisons, comme les divisions, se succèdent, ainsi que dans le *Triphrag. Ulmariæ*, de haut en bas ; mais elles sont toutes perpendiculaires au grand axe du tube, de sorte que les noyaux des différentes loges se trouvent nettement disposés sur deux rangées parallèles et restent ainsi placés jusqu'au moment de la fécondation.

Cette disposition nous donne bien l'idée de la marche parallèle des noyaux de la plante à partir de l'écide. Elle tient à ce fait que les loges sont plus larges que hautes, ce qui permet aux noyaux de rester en place après la division. Dans les autres parties du développement, les noyaux du même article étant superposés à cause de l'étroitesse du filament, on dirait qu'ils dérivent du même noyau; cependant les choses se passent de la même façon, mais en sens inverse.

Ici les noyaux des loges atteignent à peu près la taille de ceux des *Triphragmium ;* ils sont reliés à la face pariétale par de larges trabécules de protoplasme.

Les *Melampsora* ont le même développement que les *Uromyces ;* mais la cellule pédicellaire ne subit pas d'élon-

gation, ce qui fait que la téleutospore reste cachée au-dessous de l'épiderme. Les noyaux de la spore n'ont en général qu'un faible volume; ils occupent le centre de la cellule et sont entourés d'un protoplasme abondant.

Le *Thecopsora* représente une téleutospore de *Melampsora* divisée longitudinalement en quatre loges par deux cloisons en croix; de plus, les téleutospores sont logées à l'intérieur des cellules épidermiques. Les noyaux occupent la base de chacune des loges; ils n'ont ici qu'un petit volume.

Chez les *Cronartium,* les différentes loges de la ligule se forment en série à l'extrémité de filaments sporifères courts et claviformes comme les cellules initiales des écidiospores. Mais, comme il n'y a pas formation de cellules intercalaires qui sont des agents de désarticulation, les différentes loges restent réunies en une petite colonne. Les noyaux des différentes loges sont superposés et quelquefois à une grande distance l'un de l'autre; le protoplasme forme un réseau à petites mailles.

Enfin, nous arrivons aux *Coleosporium.* La téleutospore ressemble à celle des *Melampsora*, quant au développement; mais, lors de la germination, il y a formation d'un promycelium interne, comme chez les Protobasidiomycètes, et la téleutospore est une probaside. Les noyaux sont volumineux et très rapprochés; ils sont entourés d'un protoplasme très dense. Dans les replis chromatiques, on distingue une rangée de petits grains de chromatine réunis par une substance transparente, la linine. Les nucléoles présentent un point brillant au centre.

Dans tous les genres, les divisions se succèdent avec intervalle de repos; les figures karyokinétiques ont chacune deux chromosomes; par suite, il ne se produit, avant la fécondation, aucune réduction de la substance chromatique.

Au fur et à mesure que les téleutospores se forment, le

protoplasme se recouvre d'une membrane propre qui se divise en endospore et exospore. L'épaississement de l'exospore est en rapport avec la persistance du pouvoir germinatif. C'est ainsi que les *Uromyces*, les *Puccinia*, les *Triphragmium*, les *Phragmidium*, les *Melampsora* et les *Thecopsora*, qui passent l'hiver sans germer, se protègent contre les intempéries des saisons au moyen d'une forte exospore qui se laisse difficilement pénétrer par les réactifs, tandis que chez les *Gymnosporangium*, les *Cronartium* et les *Coleosporium* qui germent immédiatement, la cutinisation est très faible ou même nulle.

La surface est variqueuse chez les *Phragmidium* et les *Triphragmium* ; elle est lisse dans tous les autres genres, si ce n'est dans le *P. Anemone* où elle est garnie de petites épines.

En ce qui concerne le nombre et la position des pores, nos observations n'ont fait que contrôler les observations de Tulasne ; il n'est donc pas nécessaire d'y revenir. Nous passons aux phénomènes de fécondation.

D. — FÉCONDATION.

Nos premières recherches sur la fécondation n'ont été admises qu'avec une certaine réserve. Il s'agissait, pour lever tous les doutes, de démontrer que les noyaux copulateurs étaient d'origine différente et qu'il y avait réduction de la substance chromatique. C'est ainsi qu'à la suite de nos publications, d'il y a trois ans, M. Strasburger écrivait (1) : « Si les noyaux qui se mêlent ainsi provenaient de parties de la plante éloignées dans le développement, on pourrait voir dans cette fusion un rétablissement d'équi-

(1) Strasburger : *Ueber periodische Reduktion der chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen.* (Biologisches Centralblatt, 1894, p. 864.)

libre nécessaire à la conservation de l'espèce. Cette fusion des noyaux serait, en fait, comparable, dans ses effets physiologiques, à une fécondation. Mais, jusqu'à présent, il n'est pas démontré que ces noyaux aient une origine différente, et qu'ils ne soient pas semblables ; et peut-être ne faut-il voir dans cette fusion qu'un phénomène en rapport avec un redoublement de l'activité des processus de nutrition dont cette cellule est le siège ; et que, plus tard, quand nous avons présenté à l'Académie un mémoire intitulé : « *Recherches histologiques sur les Urédinées* », le Rapporteur du prix Desmazières faisait observer que la fusion des noyaux dont la téleutospore est le siège, ne pouvait être regardée, sans plus ample informé, comme un phénomène sexuel ; il ajoutait que la réduction de la substance chromatique apporterait à nos observations un argument décisif (1). »

Nous avons eu la satisfaction d'établir l'origine différente des noyaux copulateurs et la réduction de la substance chromatique; donc, la fécondation des Urédinées est absolument comparable à celle des animaux et des plantes supérieures.

Il est facile de s'en convaincre en examinant avec nous :

1° *Origine des noyaux copulateurs.* — Les noyaux qui se fusionnent, à la fin de la végétation, dans la téleutospore, sont nettement d'origine différente : nous l'avons établi plus haut à l'aide d'une figure schématique. Ils appartiennent à deux séries parallèles : c'est le résultat de la division simultanée. Le point d'origine est souvent même très éloigné du point de fusion. (Voir les espèces qui ont quatre appareils de fructification.)

2° *Structure des noyaux copulateurs.* — Avant la fécondation, on n'observe dans la marche de la division aucune

(1) Comptes rendus, 17 décembre 1894.

réduction de la substance chromatique; les noyaux en présence sont *entiers*, c'est-à-dire qu'ils renferment chacun deux *chromosomes*. Ces noyaux ont une taille relativement élevée et renferment de gros nucléoles; ils ont une parfaite similitude ; du moins la méthode des doubles colorations ne permet pas d'établir de différence. Mais cette similitude ne saurait être un argument contraire à notre thèse. Il est des cas, par exemple celui des Conjuguées, où, d'après les observations de M. Klebahn, les deux noyaux en présence présentent la même taille et la même structure (1); cependant, leur fusion n'en constitue pas moins un véritable phénomène sexuel admis par tout le monde.

Si l'on admet ce phénomène comme évident chez les uns, pourquoi ne pas l'admettre chez les autres? Pourquoi demander, par exemple, que l'un des noyaux soit plus petit et l'autre plus gros? Ces différences existeraient-elles qu'on ne pourrait y ajouter une grande importance, puisqu'il est démontré, aujourd'hui, chez les animaux comme chez les plantes supérieures, que les deux éléments nucléaires (mâle et femelle) renferment le même nombre d'unités ou chromosomes; et, à ce sujet, il nous paraît intéressant de rappeler ce passage de M. Guignard (2): « Si, dit-il, le noyau mâle se colore plus vivement par les réactifs de la nucléine, c'est parce qu'on le trouve presque toujours plus petit que le noyau femelle; mais lorsqu'on l'examine au moment de l'entrée en division, on constate que ses segments chromatiques ne sont ici ni plus longs ni plus épais que ceux de l'autre noyau, et que bientôt aucun réactif ne permet de les distinguer de ceux qui proviennent du noyau femelle; de sorte que si l'on compare les deux noyaux à des états réellement comparables, on

(1) Klebahn. *Loc. cit.*
(2) Guignard. *Loc. cit.*, p. 197.

n'observe à cet égard aucune différence ». De cette observation il résulte que l'idée d'équivalence paraît d'autant plus rationnelle chez les Urédinées que les noyaux en question sont toujours placés dans les mêmes conditions, puisqu'ils habitent la même loge, auquel cas l'un d'eux, celui qui représente l'élément mâle, n'a à effectuer dans le monde extérieur, pour venir à la rencontre de l'élément femelle, aucun déplacement dans lequel la substance chromatique devrait nécessairement s'épuiser ou se contracter et subir une diminution de volume en rapport avec le trajet effectué. En conséquence, il est de toute logique d'admettre ici la similitude des noyaux copulateurs.

3° *Fusion.* — La fécondation se produit à la fin de la végétation, dans les cellules de la téleutospore. Au moment de la fusion, les noyaux copulateurs se portent au contact, et les membranes nucléaires disparaissent. Les deux nucléoles se mélangent en un seul qui devient très gros, alors que les chromosomes, au nombre de *quatre*, s'unissent en un mince filament nucléaire. Ce filament décrit à la surface un certain nombre de courbes irrégulières qui donnent au noyau un aspect spongieux. Après la fusion, il se forme autour du noyau sexuel une nouvelle membrane et le nucléole devient de moins en moins sensible aux réactifs. Le noyau, ainsi constitué, occupe le centre de la cellule ; il est entouré d'un protoplasme oléagineux très dense qui tranche nettement avec celui des autres spores ; son contour est généralement sphérique (*Uromyces, Puccinia, Gymnosporangium, Triphragmium, Phragmidium, Melampsora, Thecopsora, Cronartium*), rarement elliptique (*Coleosporium*).

La pénétration des éléments nucléaires est toujours complète ; de plus, comme chaque noyau apporte deux chromosomes, il en résulte que la substance chromatique se trouve doublée et le volume du noyau sexuel

augmenté. Une fois la fécondation opérée, l'œuf reste pendant un temps plus ou moins long à l'état de repos et germe en donnant naissance à un promycelium qui porte quatre sporidies.

Notre attention doit maintenant se porter tout entière sur ce promycelium : c'est là que va se produire la réduction de la substance chromatique.

4° *Germination de l'œuf.* — Le promycelium est externe ou interne. Il est externe dans les genres *Uromyces*, *Puccinia*, *Gymnosporangium*, *Triphragmium*, *Phragmidium*, *Melampsora*, *Thecopsora*, *Cronartium ;* il est interne dans le genre *Coleosporium*. Dans les deux cas, la germination suit les mêmes règles et donne naissance au même résultat. Le noyau sexuel est entouré d'un protoplasme granuleux qui devient peu à peu vacuolaire et se divise au centre du promycelium.

5° *Réduction de la substance chromatique.* — La première figure karyokinétique, au lieu de présenter *quatre chromosomes,* comme ce serait le cas dans une division ordinaire, n'en présente plus que deux ; il y a donc, dans cette division, réduction de *moitié* du nombre des chromosomes du noyau sexuel. Les *deux* chromosomes sont moniliformes et placés à droite et à gauche d'un axe de substance amorphe qui sert d'axe à la division. Leur volume est *deux fois plus grand* que dans les noyaux végétatifs ; cependant la division n'en présente pas moins la même marche, les mêmes caractères.

A peine cette division est-elle achevée, que les noyaux de la première génération commencent une nouvelle bipartition. Ces noyaux ne passent donc pas à l'état de *repos* pour compléter par la nutrition leurs éléments ; la substance chromatique reste compacte et n'augmente pas de volume ; il n'y a pas de nucléole ni de membrane nucléaire. Il en résulte que les chromosomes sont *moitié plus petits*

que ceux du noyau générateur. A part cela, la division n'offre rien de particulier. Les deux chromosomes se retrouvent dans les noyaux de la seconde génération avec *moitié moins* de substance chromatique.

En résumé, le noyau sexuel subit deux bipartitions successives : la première est *réductionnelle* du nombre des chromosomes ; la seconde est à la fois *équationnelle* et *réductionnelle* de la substance chromatique, de telle sorte que les quatre noyaux de la seconde génération sont, par rapport au noyau sexuel, des *demi-noyaux*, c'est-à-dire des noyaux de *structure normale*. Ce sont ces noyaux, ainsi réduits, qui passent dans les sporidies et qui deviennent le point de départ des noyaux des nouvelles plantes.

Nous pouvons donc conclure que la fécondation des Urédinées consiste : 1° dans la fusion de deux noyaux *entiers et d'origine différente ;* 2° dans la réduction de *moitié de la substance chromatique.*

6° *Comparaison de nos résultats avec les phénomènes de fécondation tels qu'ils sont actuellement connus ailleurs.*

La réduction de la substance chromatique ressemble complètement à celle qui se produit chez les animaux et les plantes supérieures.

Trois types sont aujourd'hui bien étudiés, d'une part, chez les animaux, l'*Ascaris megalocephala* et le *Pyrrochoris apterus ;* de l'autre, chez les végétaux, le *Lilium Martagon* (1).

Dans l'*Ascaris megalocephala*, il y a, comme chacun sait, deux variétés : l'*Ascaris megalocephala bivalens* et l'*Ascaris megalocephala univalens*. Comme les phénomènes de réduction sont les mêmes dans les deux types, nous choisirons comme exemple le type le plus simple, celui dont les cellules du corps renferment deux chromosomes, comme chez les Urédinées. D'après M. Hertwig, lorsque l'ovule

(1) Consulter *Guignard et Henneguy. Loc. cit.*

approche de la maturité, le noyau entre en voie de division et se porte à la périphérie. Après la disparition de la membrane nucléaire, le noyau présente quatre chromosomes disposés à l'équateur du premier fuseau de direction qui est perpendiculaire à la surface de l'ovule. Bientôt, en face du fuseau, se produit un bourgeon arrondi, dans lequel pénètre la moitié supérieure du fuseau. Le bourgeon se sépare ensuite par un étranglement de l'ovule et constitue une petite cellule dont le noyau renferme deux chromosomes. Dans l'ovule, il reste l'autre moitié du fuseau avec également deux chromosomes. Puis, sans s'entourer d'une membrane nucléaire, ni passer à l'état de repos, ce noyau subit immédiatement une nouvelle division. Le fuseau de direction se comporte comme le premier, mais il ne possède que deux chromosomes qui se portent en sens opposé vers les pôles, de sorte que le second globule polaire, qui s'établit à côté du premier, n'emporte qu'un seul chromosome. Le second chromosome forme la charpente chromatique d'un noyau qui passe à l'état de repos et qui gagne peu à peu le centre de l'ovule. Ce noyau est le noyau femelle.

Il a subi une réduction de *moitié* du nombre des chromosomes et de la *quantité* de la substance chromatique. Cette réduction est liée, comme on le sait, à la formation de deux globules polaires inégaux, puisque le premier contient un nombre double de chromosomes.

De semblables phénomènes de réduction se retrouvent, d'après le même auteur, lors de la spermatogenèse, avec cette différence que les produits de la division sont égaux, c'est-à-dire que les deux premiers noyaux, sans passer à l'état de repos, se divisent également chacun en deux autres ; par suite, il n'entre dans la constitution de chacun des quatre noyaux des spermatozoïdes qu'un *seul chromosome*. Donc, le noyau mâle et le noyau femelle sont deux *demi-noyaux*. Ce sont ces deux demi-

noyaux qui, en se fusionnant, forment le noyau de la première sphère de segmentation.

Dans ses recherches sur la fécondation du *Pyrrochoris apterus,* M. Henking a aussi remarqué que le noyau de l'ovule comme le noyau de la cellule-mère du spermatozoïde subissent chacun deux bipartitions successives. D'après cet auteur, la première est une division *réductionnelle du nombre des chromosomes;* la seconde, une division *équationnelle ;* il nous semble qu'elle est, de plus, *réductionnelle de la quantité de la substance chromatique.* Ces deux divisions sont un peu différentes de celles de l'*Ascaris ;* mais elles sont absolument identiques à celles que nous venons d'indiquer dans le promycelium.

Dans le *Lilium Martagon*, M. Guignard a également signalé les phénomènes de réduction qui portent sur le nombre des chromosomes dans les noyaux sexuels au moment de la fécondation.

Chez les Urédinées, avons-nous dit, on trouve à la fois *réduction du nombre des chromosomes* et *réduction de la substance chromatique.* Seulement ces phénomènes, au lieu de précéder la fécondation, la suivent, ce qui ne change rien au résultat : *partout l'œuf conserve les propriétés* de l'espèce *et les transmet intégralement aux descendants avec le même nombre d'éléments chromatiques.*

En ce qui concerne le rôle que les centrosomes jouent dans la fécondation, les opinions sont encore trop partagées pour en tirer une idée de généralité. Ainsi M. Guignard confirme, chez les plantes vasculaires, le quadrille des centres de Fol, et ses observations sont démonstratives (1). Au contraire, M. Boveri rejette complètement le quadrille des centres, et admet que le centrosome mâle est le seul important, et que c'est lui qui fournit les

(1) Guignard. *Loc. cit.*

centrosomes du premier noyau de segmentation (1). La plupart des autres opinions ne sont plus qu'un compromis entre ces deux théories. Pour plus de détail, on consultera avec profit une note de M. Prenant sur le corpuscule central et la division cellulaire (2).

Chez les Urédinées, ces corps font défaut, ou du moins ils ont complètement échappé à notre observation. Mais si leur présence est aujourd'hui bien démontrée dans quelques types d'animaux et de plantes vasculaires, on est loin d'être aussi avancé dans tous les groupes. Ainsi, chez les Thallophytes, où l'on a suivi la fusion des noyaux sexuels, on n'a pas encore vu de centrosomes nettement caractérisés.

Des phénomènes de fusion ayant une signification sexuelle analogue à celle des Urédinées ont été signalés par M. Dangeard chez les Ustilaginées, les Basidiomycètes et les Ascomycètes (3) : ils ont donc un grand caractère de généralité. Cependant, jusqu'ici, vu la petitesse des noyaux, on n'a pas rencontré, dans ces mêmes groupes, les phénomènes de réduction chromatique dont nous venons de signaler l'existence chez les Urédinées, mais leur importance n'échappera à personne.

(1) Consulter : *Bulletin de la Société belge de microscopie*, n° 10, 6 février 1896, p. 216.

(2) *Revue générale des sciences pures et appliquées*, n° 3, 15 février 1895.

(3) Dangeard. *Le Botaniste*, 3e série, 15 janvier 1894.
id. 4e série, 25 juillet 1894.
id. id. 25 janvier 1895.
id. id. 1er août 1895.

NOTA. Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire avec des objectifs à immersion de Leitz et de Zeiss. Seules, les vues d'ensemble sont semi-schématiques : le contour des cellules a été pris à l'aide d'un faible grossissement.

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES GRAVURES

POITIERS. — TYPOGRAPHIE OUDIN ET Cie.

SECOND MÉMOIRE

SUR LA

REPRODUCTION SEXUELLE DES ASCOMYCÈTES

Par P.-A. DANGEARD

Il existe un certain nombre d'animaux et de plantes autour desquels s'agitent les plus hautes questions de physiologie, d'anatomie, de développement, de descendance ; tour à tour interrogés par les adversaires ou les partisans d'une idée, ils s'obstinent souvent longtemps à ne fournir que des réponses indécises, utilisées avec une égale confiance par les uns et les autres au profit de leurs théories personnelles ; un moment arrive, cependant, où il faut s'incliner devant la réalité qui s'impose à la suite d'observations plus complètes, mieux dirigées ou simplement plus heureuses.

Le *Sphærotheca Castagnei* est, sans contredit, parmi les plantes, un de ces êtres privilégiés ; son mode de reproduction est connu de tous, plus encore peut-être à cause des opinions contradictoires professées à son sujet, que par son intérêt propre, cependant considérable.

Dès 1863 (1), A. de Bary attribuait une reproduction

(1) A. de Bary : *Ueber die Fruchtentwickelung der ascomyceten*, Leipzig, 1863.

sexuelle à cette espèce désignée alors sous le nom d'*Erysiphe Cichoracearum*, et il la décrit ainsi dans son Traité des champignons (1).

Le mycélium de l'*Erysiphe Cichoracearum* consiste, comme celui des autres espèces du genre, en filaments ramifiés qui se croisent et s'entre-croisent à la surface de la plante hospitalière ; au point de contact de deux fila-

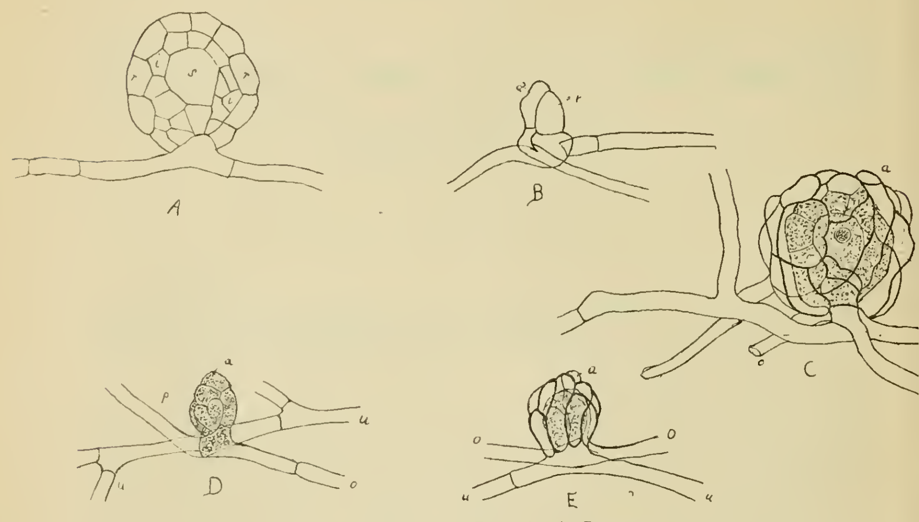


Fig. 1. — D'après de Bary.

ments se produit le début d'un périthèce, les deux filaments se renflent quelque peu et chacun émet un rameau perpendiculaire à lui-même ; le rameau du filament inférieur prend une forme ovale et un diamètre double de celui du mycélium dont il se sépare à la base par une cloison : c'est la cellule-œuf *p* (fig. 1) ; l'autre, qui s'applique intimement sur le premier, arrête sa croissance au sommet de la cellule-œuf et se sépare également du filament qui lui a donné naissance ; puis, une seconde cloison, voi-

(1) A. de Bary : *Morphologie und physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten*, 1866, p. 162.

sine du sommet, détermine la formation d'une petite cellule terminale qui est l'anthéridie *a* (fig. 1). Après la formation de l'anthéridie, des changements se produisent autour de la cellule-œuf et dans cette cellule elle-même ; de nouveaux rameaux, au nombre de huit à neuf se forment sur les filaments à la base de la cellule-œuf ; ils l'entourent étroitement jusqu'à son sommet où ils se rejoignent ; chacun de ces filaments recouvrants se divise par des cloisons en deux ou trois cellules et la paroi du périthèce se trouve ainsi constituée avec une assise unique. La cellule-œuf se divise alors en deux parties, dont une cellule centrale plus grosse qui deviendra l'asque et une cellule basilaire qui reste petite et stérile ; elles sont entourées directement par une assise le plus souvent unique de cellules formant la paroi interne du périthèce et provenant de la première. Les changements qui se produisent par la suite consistent en une augmentation de volume du périthèce tout entier, dû à l'accroissement en diamètre des cellules qui le constituent ; des poils se montrent sur la paroi externe qui prend une couleur brune : finalement des spores se produisent à l'intérieur de l'asque. L'anthéridie reste longtemps reconnaissable, sans éprouver de modification appréciable ; elle devient indistincte, lorsque la paroi externe du périthèce se colore en brun.

A. de Bary admettait à ce moment que la fécondation pouvait s'opérer par le *simple contact* de deux éléments de sexe différent : ces éléments étaient ici la cellule-œuf ou oogone et l'anthéridie, ainsi appelés par analogie avec les organes sexuels bien caractérisés découverts par Pringsheim chez les Algues et chez les Saprolégniées.

Pringsheim avait en effet, dès l'année 1855, émis, dans un premier mémoire sur la fécondation des Algues, l'hypothèse que les spores immobiles des *Saprolegnia* pouvaient être des œufs fécondés, et il considérait les ramifi-

cations qui entourent l'oogone comme des anthéridies (1) ; dans un second mémoire très important (2), ce savant apporte des faits nombreux, probants, à l'appui de ses idées sur la reproduction sexuelle des *Saprolegnia* : il signale également, chez le *Pythium monospermum*, l'existence d'anthéridies venant s'appliquer sur l'oogone et y déversant leur contenu par un petit appendice.

A. de Bary ne tardait pas à attribuer le même rôle sexuel aux organes analogues qui avaient été découverts par Tulasne chez les *Peronospora* (3), et que celui-ci avait désigné du nom de fruits endothèques ; il donne d'excellentes figures de l'anthéridie et de l'oogone non seulement dans les *Peronospora*, mais aussi dans les *Cystopus ;* aussi est-on quelque peu surpris de la conclusion à laquelle il arrive : « Il est remarquable que, chez ces champignons, le tube poussé par l'anthéridie opère la fécondation par le seul contact. Jamais son extrémité ne s'ouvre, jamais on n'y trouve des anthérozoïdes ; tout au contraire, l'anthéridie conserve, jusqu'à la maturation de l'oospore, l'aspect qu'elle présentait au moment de la fécondation (4). »

Pringsheim croyait, à tort du reste, que le contenu de l'anthéridie passait dans l'oogone sous forme d'anthérozoïdes ; A. de Bary, qui n'avait point réussi à voir de corpuscules mobiles dans l'anthéridie, en était arrivé à admettre la fécondation par simple contact : ses idées à

(1) N. Pringsheim : *Monatsberichte der K. Academie d. Wissench.* zu Berlin, mars 1855.

(2) N. Pringsheim : *Beitr. zur Morphologie und Systematik der Algen.* (Jahrb. f. wiss. Botanik, I, 1858, et Ann. sc. natur., Bot., 4e série, t. XI, 1859.)

(3) Tulasne : *Note sur les champignons entophytes*, tels que celui de la pomme de terre. (Comptes rendus de l'Acad. d. sc, t. XXXVIII, juin 1854.)

(4) A. de Bary : *Recherches sur le développement de quelques champignons parasites.* (Ann. sc. nat., Bot., 4e série, t. XX, 1863, p. 17.)

ce sujet allaient se modifier peu à peu, jusqu'à la publication de la dernière édition de son Traité des champignons (1).

Ce savant avait fait, dans l'intervalle, de nombreuses recherches dans le but d'établir l'existence générale d'une reproduction sexuelle chez les Ascomycètes ; après ses investigations sur le développement du sporocarpe dans les *Erysiphe*, *Eurotium*, *Pyronema*, etc. (2), il considérait l'archicarpe et les branches anthéridiennes comme organes sexuels ; s'appuyant sur la grande ressemblance des sporocarpes entre eux, il émettait l'hypothèse que tous les Ascomycètes possédaient des organes sexuels homologues et analogues pour produire leur appareil sporifère ; beaucoup l'avaient suivi dans cette voie ; il fallut bien cependant reconnaître finalement que la grande majorité des espèces ne possédait aucune trace de ces organes ; dans les espèces qui en présentaient, ces formations se montraient sous des aspects si différents, se comportaient de façon si variable qu'il devenait presque impossible de leur assigner un rôle défini.

On peut dire que l'exemple du *Sphærotheca Castagnei* gardait à peu près seul le bénéfice de la vraisemblance ; il était difficile de contester les analogies étroites qu'il présente avec le cas des Péronosporées ; or, dans ce groupe, Max. Cornu avait décrit et figuré le passage du protoplasma de l'anthéridie dans l'oogone chez le *Pythium gracile* (3) ; A. de Bary lui-même avait constaté qu'il en

(1) A. de Bary : *Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze*, Leipzig, 1884.

(2) A. de Bary : *Beitr. zur Morphologie und Physiol. der Pilze*, III. Reihe, 1870.

(3) Max. Cornu : *Monographie des Saprolégniées* (Ann. sciences nat., 5e série, XV, 1872, et figures dans *Traité de Botanique* de J. Sachs, traduction Van Tieghem, Paris, 1874, p. 328).

est de même dans le *Peronospora* et dans les *Phytophthora* (1); il y avait donc un intérêt majeur à rechercher si, dans le *Sphærotheca*, une communication directe s'établit entre les deux rameaux considérés comme sexuels.

On peut croire que A. de Bary, si directement intéressé dans la question, a dû multiplier ses observations afin d'arriver à une solution favorable ; l'avenir de sa théorie de la reproduction sexuelle des Ascomycètes y était liée en quelque sorte ; le *Sphærotheca Castagnei* avait servi de base à ses premières généralisations ; cependant, il constate que l'anthéridie reste toujours séparée de l'archicarpe par une membrane qui, autant qu'on peut le voir, n'est pas perforée ; mais elle se trouve intimement au contact et il est possible que des particules dissoutes ou finement pulvérisées puissent passer au travers de cette membrane (2).

Dans ces conditions, il ne fallait plus songer à identifier les phénomènes sexuels des Péronosporées et ceux du *Sphærotheca Castagnei ;* la fécondation par simple contact étant devenue d'existence au moins douteuse, il ne pouvait plus guère être question que d'organes devenus sans fonction, que de branches anthéridiennes dépourvues de sexualité comme celle des Saprolégniées.

Ces constatations n'avaient guère servi à fortifier la théorie d'une sexualité chez les Ascomycètes, déjà fortement ébranlée par les objections d'adversaires tels que Van Tieghem et Brefeld ; cette théorie était menacée d'une éclipse totale ; sans doute, on était peu disposé à suivre le premier de ces savants dans les explications qu'il tentait de fournir au sujet des archicarpes, branches anthéridiennes et trichogyne ; on préférait une négation pure et simple à une négation raisonnée.

(1) A. de Bary : *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze*, IV. Reihe, 1881.

(2) A. de Bary : *Vergleichende Morphologie*, p. 254.

Au fond, si l'on en excepte deux ou trois espèces de position systématique douteuse, telles que l'*Eremascus albus* et le *Dipodascus albidus*, l'accord pouvait se faire sur cette formule : *Il ne se produit pas de fécondation chez les Ascomycètes.* Les partisans de la théorie de A. de Bary s'empressaient d'ajouter, il est vrai, que les organes sexuels se rencontrent encore quelquefois dans ce groupe, tout en étant généralement inutiles ; les adversaires répondaient, avec non moins de vivacité, que ces organes n'ont aucune signification sexuelle.

Une seconde période commence en mai 1894 ; nous annonçons (1) la découverte d'une fécondation chez les Ascomycètes et en juillet de la même année paraît notre premier mémoire sur cette question (2).

La reproduction sexuelle, dont nous essayons de prouver l'existence, a un grand caractère de généralité ; elle existe dans toutes les espèces, puisque l'asque n'est autre chose, d'après nous, qu'un sporocarpe provenant d'une véritable fécondation. Cette fécondation répond au critérium que l'on est en droit d'exiger à la suite des recherches récentes sur la reproduction sexuelle des organismes supérieurs : il y a fusion de deux noyaux d'origine différente en un seul noyau sexuel ; c'est ce noyau qui fournit directement, comme partout ailleurs, le noyau des embryons ; l'Ascomycète, comme tout être se reproduisant sexuellement, a un noyau double à son berceau. Ce mode de reproduction, dépourvu des accessoires dont l'importance devient de plus en plus grande à mesure que l'on s'élève dans la série des êtres, n'est pas toutefois un mode isolé ; il fait partie intégrante d'un ensemble qui comprend Ustilaginées, Urédinées, Protobasidiomycètes et

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle chez les Ascomycètes* (Comptes rendus, Acad. des sc., n° 19, 7 mai 1894).

(2) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle chez les Ascomycètes* (*Le Botaniste*, 4e série, juillet 1894).

Basidiomycètes (1) ; il bénéficie par suite de toutes les preuves qui viennent en démontrer la réalité dans ces familles voisines.

Allons plus loin : cette fécondation laisse même toute liberté d'interprétation au sujet des archicarpes et des branches anthéridiennes ; elle exige simplement que ces organes soient devenus inutiles ; s'ils remplissent encore leur fonction, s'il y a fertilisation, l'asque doit en provenir directement ; et c'est bien le cas, ainsi qu'en témoignent les *Eremascus* Eidam et les *Dipodascus*.

Que peut-on souhaiter de plus ? N'y a-t-il pas lieu d'espérer que l'existence de ce mode de reproduction sexuelle va être admise par tous avec empressement ?

Ce serait mal connaître l'histoire du développement de la science ; ce développement se compose d'une série de marches en avant et de reculs ; les retours en arrière sont souvent de courte durée, heureusement ; mais ils ont chance de rallier le plus d'adhérents ; on ne peut compter au début que sur les courageux et les téméraires, sur les forts et les indisciplinés ; la masse, la foule se réserve et on ne saurait l'en blâmer, le succès n'étant pas toujours avec les doctrines, les idées, les théories ou les aspirations nouvelles.

Dans le cas présent, le retour en arrière va nous reporter un instant à la théorie de A. de Bary ; le *Sphærotheca Castagnei* (2) réapparaît avec son anthéridie et son oogone ; ce retour va se montrer accompagné de tous les progrès de la technique moderne.

Nous avons vu que de Bary, malgré ses efforts intéressés, avait conclu à l'absence de toute communication

(1) Voir à ce sujet les divers travaux qui ont été publiés dans les séries 3, 4 et 5 du *Botaniste* et, en particulier, le remarquable mémoire de M. Sappin-Trouffy sur *l'histologie* des Urédinées.

(2) G. de Lagerheim : *Dipodascus albidus eine neue geschlechtliche Hemiascée* (Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. XXIV, Heft 4).

entre l'anthéridie et l'oogone : or, pour observer une perforation de membrane, tout le monde conviendra qu'on était suffisamment muni de réactifs appropriés et d'instruments, au temps où il observait et écrivait.

Il y avait donc lieu de se tenir sur ses gardes, de n'avancer qu'avec une extrême circonspection ; le sujet en valait la peine, car, d'une part, on apportait un appui inattendu à la théorie de de Bary, et, d'un autre côté, on affaiblissait d'autant la portée des découvertes que nous venions de faire.

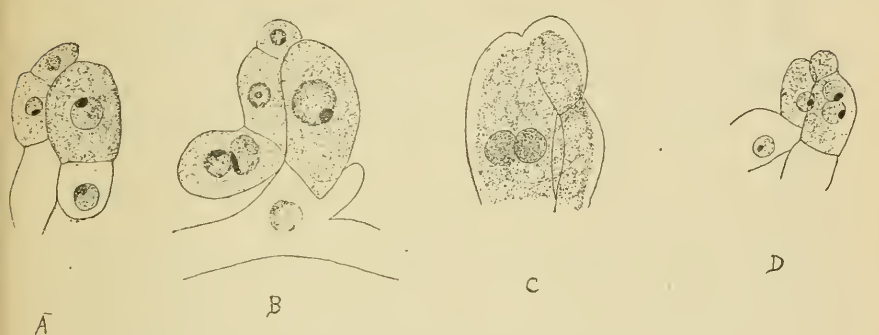


Fig. 2. — Fécondation dans le *Sphærotheca Castagnei* d'après Harper.

C'est dans ces conditions qu'un élève de Strasburger publie de nouvelles recherches (1). Sur cette question à l'étude depuis de longues années, Harper, en dix lignes — pas davantage — signale l'existence d'une perforation entre l'anthéridie et l'oogone du *Sphærotheca Castagnei* ; le noyau de l'oogone est plus gros que les noyaux végétatifs, tandis que le noyau de l'anthéridie est plus petit (fig. 2, A, B). Le noyau anthéridien passe à travers la perforation, et il va se fusionner, au milieu de l'oogone, avec le noyau femelle (fig. 2, C) ; le protoplasma de l'anthéridie, après le départ de son noyau, persiste, et il se

(1) Harper : *Die Entwicklung des Peritheciums bei Sphærotheca Castagnei* (Berichte des deut. Bot. Gesellsch., janvier 1896).

trouve en communication directe avec celui de l'oogone (fig. 2, C) ; puis, très vite, la perforation se trouve fermée par une nouvelle membrane et, dans l'anthéridie, on ne trouve plus qu'une faible quantité de protoplasma.

Un second mémoire du même auteur n'ajoute rien à cette description par trop sommaire (1). On remarque sur les dessins mêmes fournis par l'auteur les points faibles de son observation : les deux noyaux destinés à se fusionner sont de taille très inégale (fig. 2, A, B) ; au moment où ils se mélangent, leur grosseur est sensiblement la même (fig. 2, C); des explications étaient nécessaires.

Nous nous sommes contenté dans une première note de mettre en garde contre le résultat annoncé par Harper (2) ; nous attendions pour la publication de ce mémoire d'avoir des preuves sans réplique ; on eût bien fait d'attendre également avant de proclamer que la théorie de de Bary venait de recevoir sa consécration définitive (3).

Il eût été relativement facile de montrer l'existence d'une perforation entre l'anthéridie et l'oogone si elle avait existé ; on aurait pu suivre, sans trop de difficultés, le passage du noyau mâle dans la cellule femelle et la fusion des deux noyaux, si la chose s'était produite.

Lorsque, étant familiarisé à des recherches analogues,

(1) Harper : *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwickelung einiger Ascomycetem* (Jahrb. fur Wiss. Botanik, Band. XXIX, Heft 4, 1896).

(2) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle du Sphærotheca Castagnei* (*Le Botaniste*, 5e série, juillet 1896).

(3) G. Karsten : *Analyse des travaux de Harper dans Bot. Zeitung*, n° 1, janvier 1897, 55e année. « Das wichtigste Ergebniss ist aber naturlich die endliche Feststellung des sexualactes im Entwickelungsgang der Ascomyceten.

Es ist ein eigenes Verhängniss, dass jetzt, nachdem in alle neueren Lehrbücher die Lehre von der lediglich ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Ascomyceten übergegangen ist, der geniale Gedanke de Bary's seine exacte Bestätigung erhalten hat.

on ne réussit, après des essais nombreux, à ne voir ni perforation, ni fusion, la conviction s'impose personnellement ; mais, pour faire partager cette conviction aux autres, les résultats d'ordre négatif ne suffisent plus ; et cependant, ils ont bien leur valeur, lorsqu'ils s'appliquent à l'examen de plusieurs milliers de jeunes périthèces ; nous avons heureusement obtenu des preuves d'ordre positif, indiscutables, que l'on trouvera exposées dans ce mémoire.

ÉTUDE DU SPHÆROTHECA CASTAGNEI

Nous examinerons successivement les diverses parties de l'appareil végétatif et de l'appareil reproducteur.

MYCÉLIUM

Le mycélium du *Sphærotheca Castagnei* vit à la surface des feuilles, sur les deux bords du limbe ; nous l'avons récolté sur les feuilles du Houblon deux années de suite ; c'est sur ces échantillons qu'ont porté nos observations.

Ce mycélium est constitué par des filaments de diamètre très variable qui sont ramifiés à angle droit (fig. 3, A) ; ils sont divisés par des cloisons en cellules qui ne possèdent en général qu'un seul noyau ; le protoplasma qui s'y trouve est peu dense, sauf aux extrémités en voie de croissance ; on y rencontre des granulations parfois disposées en réseau à larges mailles.

Il est intéressant de constater que, dans certains cas, les cloisons de séparation des diverses cellules présentent en leur centre une perforation très nette ; nous pensons même qu'elle doit exister un peu partout, alors même qu'il est impossible de l'apercevoir : son existence permet de comprendre la circulation, dans le thalle, du protoplasma nécessaire à la formation des conidies et

à celle des périthèces ; les cellules, cylindriques ou légèrement renflées en tonnelet, sont beaucoup plus longues que larges ; une cloison sépare d'ordinaire, près de la base, le rameau du filament qui lui a donné naissance.

Les noyaux sont gros et en général de forme sphérique ;

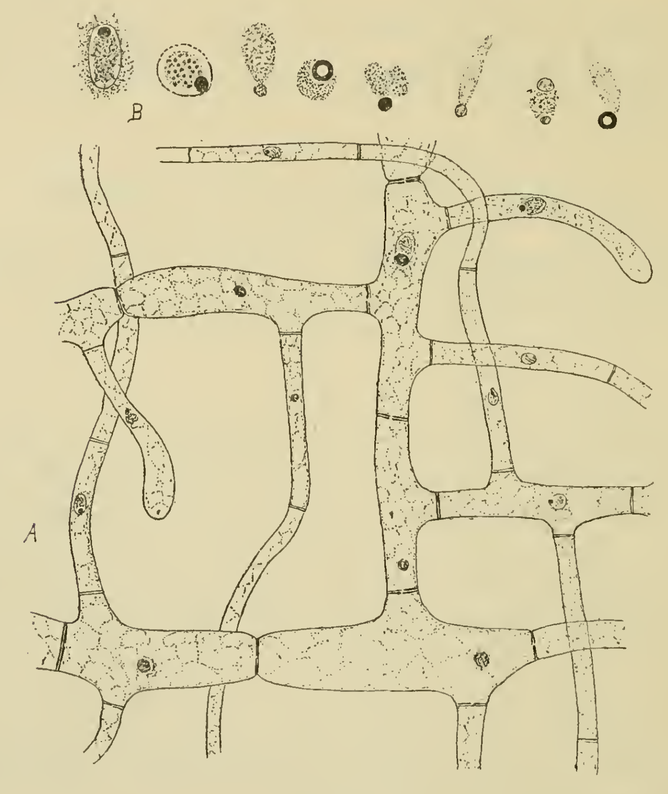


Fig. 3.

ils sont toutefois susceptibles de présenter un certain nombre de déformations surtout dans les cellules âgées (fig. 3, B) ; ils sont constitués par une masse fondamentale presque homogène, colorable aux réactifs, au milieu de laquelle on distingue fréquemment un certain nombre de granulations chromatiques se colorant plus fortement ;

la masse nucléaire se trouve au contact direct de la membrane nucléaire ; ou bien, elle en est séparée totalement ou partiellement par un espace incolore. Le nucléole, très gros, est excentrique ; il affecte par rapport à la masse nucléaire une indépendance relative qu'il est bien rare de rencontrer à ce degré chez les noyaux ; dans certains cas, le nucléole, devenu très gros, montre à son centre une large vacuole (fig. 3, B) ; dans les filaments âgés, il arrive que la masse nucléaire étant plus ou moins réduite, le nucléole seul reste visible.

Le mycélium se nourrit au moyen de suçoirs qui pénètrent à l'intérieur des cellules de la plante hospitalière ; ces suçoirs qui, d'après Harper, possèdent un noyau, ont une forme ovale ; ils sont reliés au filament par un pédicule étroit.

La reproduction est de deux sortes : l'une se fait au moyen de conidiophores donnant des conidies ; l'autre, au moyen de périthèces qui ne produisent dans cette espèce qu'un seul asque.

1° *Reproduction asexuelle.*

La *reproduction asexuelle* donne lieu à une abondante formation de conidies ; les conidiophores sont des rameaux qui se dressent perpendiculairement au thalle et découpent une chaîne de spores (fig. 4, A) ; le jeune rameau se sépare du thalle par une cloison basilaire ; cette cloison délimite une cellule allongée, riche en protoplasma et ne possédant d'abord qu'un seul noyau (fig. 5, A).

Ce noyau se divise par karyokinèse ainsi que la cellule : le conidiophore possède, à ce moment, deux cellules, une cellule inférieure qui reste stérile et une cellule supérieure ou cellule-mère (fig. 4, B).

La cellule inférieure ne présente par la suite aucun changement notable ; elle peut toutefois acquérir de deux

à quatre noyaux ; son protoplasma est susceptible également de se raréfier beaucoup.

La cellule-mère se divise en deux nouvelles cellules : la cellule supérieure prend les caractères d'une conidie, la cellule inférieure reste cellule-mère et elle continue à

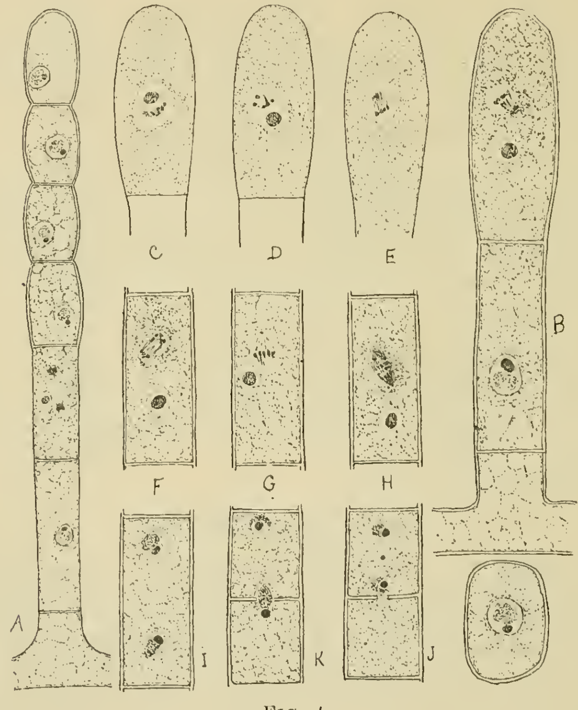


Fig. 4.

se diviser de la même façon, fournissant ainsi chaque fois une nouvelle conidie qui repousse les autres ; tel est le mode très simple de la formation de ces conidies disposées en longue chaîne.

Les divisions du noyau dans la cellule-mère se font suivant le mode indirect ; mais il est extrêmement difficile d'en suivre les diverses phases à cause de l'opacité du protoplasma que renferme cette cellule.

Le noyau se prépare à la division en devenant vacuolaire ; la substance nucléaire homogène ne se distingue plus ; les granulations chromatiques se fondent en quelques chromosomes si petits qu'il semble impossible d'en fixer exactement le nombre ; le nucléole seul conserve encore sa taille primitive et peut-être même l'exagère-t-il ; dans plusieurs cas, il m'a paru qu'il devenait tout à fait indépendant du fuseau nucléaire ; d'autres fois, cette indépendance pouvait donner lieu à quelque doute ; toujours est-il qu'il disparaît peu à peu au fur et à mesure que se déroulent les derniers stades de la division, sans qu'il soit possible de rattacher cette disparition par quelque lien à la formation des nouveaux nucléoles (fig. 3, C, D, E, F, G, H).

Il serait téméraire de vouloir résoudre ici les questions encore si controversées, dans la division indirecte, du mode de formation du fuseau nucléaire, de la séparation des chromosomes, de la présence de sphères attractives, etc. ; tout ce que nous pouvons dire, c'est que nous avons représenté aussi fidèlement que possible les divers stades observés ; si nous avons réussi à voir le fuseau nucléaire et ses striations, il n'en a pas été de même en ce qui concerne les centrosomes ; nous n'avons toutefois aucune raison de mettre leur existence en doute ; Harper vient d'étudier la division indirecte, dans l'asque des *Erysiphe*, où le noyau est beaucoup plus gros et le protoplasma homogène, et il en a rencontré, même dans le noyau à l'état de repos (1). Nous avons eu quelque peine à nous faire une idée sur le nombre des chromosomes ; certains aspects portaient à fixer leur nombre à quatre, d'autres laissaient supposer un nombre plus élevé qui était de huit environ (fig. 5, A) ; c'est à cette dernière opinion que nous avons fini par nous rallier.

(1) Harper : *Kerntheilung und freie Zellbildung im Ascus* (Jahr. für wiss. Botanik, Bd. XXX, 1897).

Au moment de la métakinèse, les deux petites masses chromatiques formées par ces chromosomes sont éloignées l'une de l'autre et on n'aperçoit plus les striations du fuseau que dans leur voisinage (fig. 5, B) : nous ignorons comment se forment les nouveaux nucléoles.

Les nouveaux noyaux sont presque indistincts pendant qu'ils reviennent à l'état de repos; puis les nucléoles se montrent et la masse nucléaire s'organise avec sa structure normale aux dépens des chromosomes.

Pendant cette division, une cloison se produit; elle débute par un anneau qui gagne en épaisseur de la périphérie vers le centre, ainsi que l'a constaté Harper ; mais ce qu'il n'a pas vu et présente cependant un grand intérêt, c'est que les deux noyaux peuvent se trouver enfermés dans l'une des deux cellules ; la cloison de séparation n'offre plus qu'une large ponctuation (fig. 4, J). On voit alors l'un des noyaux s'engager par l'étroit passage en s'allongeant pour aller regagner son compartiment : le nucléole précède la masse nucléaire, ou bien c'est l'inverse qui se produit (fig. 3, K).

Des deux noyaux qui proviennent par division du noyau de la cellule-mère, l'un va continuer à se diviser un grand nombre de fois, l'autre va être condamné dans la conidie à un repos momentané ; sont-ils donc d'essence différente ? Dans ce cas, il n'est pas indifférent que ce soit l'un ou l'autre de ces noyaux qui regagne le compartiment resté momentanément vide ; quelle force l'appelle et le dirige ?

La première de ces questions se pose pour de nombreux cas analogues ; nous avons pu nous assurer que dans les *Penicillium*, les *Aspergillus*, beaucoup de mucédinées, il existe, à la base des chaînes de conidies, une cellule-mère dont le noyau unique se divise ; l'un des noyaux passe dans la conidie, l'autre continue à se diviser : cela semble indiquer que les deux noyaux-frères

provenant de la division indirecte ont quelque différence qu'il nous est impossible de déceler ; à moins toutefois que l'on veuille admettre que les deux noyaux étant identiques, le noyau de la cellule-mère reçoit du thalle le stimulant qui lui est nécessaire pour se diviser, alors que celui de la conidie se trouve protégé par son isolement.

A la seconde question, nous ne pouvons répondre que par une comparaison qui semblera peut-être bien réaliste, mais qui nous paraît juste ; le protoplasma et le noyau sont deux êtres enchaînés l'un à l'autre ; c'est, si l'on veut, un aveugle et son chien ; le protoplasma est l'aveugle, le noyau représente le chien ; si celui-ci s'écarte ou s'attarde, vite l'aveugle le rappelle ; un autre ne pourrait le remplacer ; lorsque le noyau regagne son compartiment, c'est qu'il en est sollicité par le protoplasma qui s'y trouve ; un autre noyau ne pourrait jouer le même rôle.

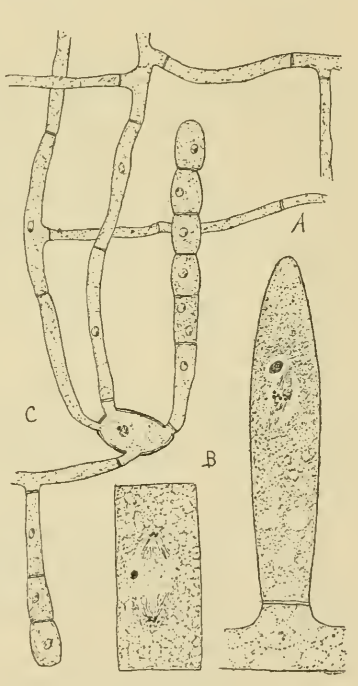


Fig. 5.

Nous nous trouvons conduit à admettre qu'au moins pour beaucoup de noyaux, le protoplasma avec lequel ils cohabitent, n'est pas quelconque ; il est adapté, si l'on veut, à ce noyau et au rôle qu'il est destiné à remplir. Admettons que, dans une cour, se trouvent plusieurs aveugles, accompagnés de leurs chiens, on pourra ignorer en les examinant l'attribution spéciale à chacun d'eux ; il pourrait se faire même que plusieurs aient une liberté momentanée ; il ne serait même pas impossible que certains d'entre eux arrivent à s'égarer ; mais, à la

sortie, la plupart des aveugles retrouveront leur guide; c'est ainsi du moins que nous comprenons l'organisation des champignons cloisonnés ou non.

La biologie cellulaire est remplie d'obscurités, mais combien elle est intéressante et quels résultats n'est-on pas en droit d'en attendre?

Dans le *Sphærotheca Castagnei*, la jeune conidie qui vient de se former est encore cylindrique; son protoplasma est granuleux, disposé en mailles serrées; plus tard, elle se renfle en tonnelet, son protoplasma devient plus homogène; les petites vacuoles sont remplacées par de plus grandes et, en un point quelconque, se voit nettement le noyau très net, très développé et de structure normale (fig. 4, L); les conidiophores présentent une chaîne plus ou moins longue de ces conidies, une dizaine environ.

En étudiant le thalle, il n'est pas rare de rencontrer des conidies qui ont germé sur la feuille; nous avons pu faire à leur sujet quelques constatations intéressantes (fig. 5, C).

1° La conidie développe plusieurs filaments germinatifs; ils sont au nombre de quatre ou cinq; ces filaments, dont le diamètre est variable, développent en général un nouveau thalle.

2° Cependant, quelquefois, la conidie produit, en plus de quelques filaments végétatifs, un conidiophore qui se forme directement à ses dépens; d'autres conidiophores peuvent se rencontrer à peu de distance sur les filaments germinatifs.

3° La conidie ayant ainsi développé un thalle possède encore à son intérieur un noyau ordinaire.

Nous allons maintenant examiner les caractères de la reproduction sexuelle.

2° *Reproduction sexuelle.*

La *reproduction sexuelle* succède au bout d'un certain temps à la formation des conidies ; elle s'opère à l'intérieur d'organes spéciaux appelés périthèces ; leur mode



Fig. 6.

de naissance a été décrit très exactement, comme nous l'avons vu, par A. de Bary ; c'est le contact de deux filaments qui semble déterminer la production des deux rameaux considérés comme sexuels ; ces filaments sont de taille différente ; les uns, qui vont rester stériles, sont de diamètre plus faible et leur protoplasma est très raréfié ; les autres, qui produisent les périthèces, sont

plus gros. Bien qu'il soit difficile de se prononcer avec une entière certitude, on peut croire, d'après certains aspects analogues à celui de la figure 6, que ces filaments appartiennent à des thalles différents.

A. de Bary appelle branche anthéridienne le rameau stérile et ascogone ou archicarpe le rameau fertile ; nous nous servirons dans la description de ces mêmes appellations et nous en discuterons plus tard le bien fondé.

Le rameau anthéridien et l'ascogone se développent à peu près simultanément, le premier pouvant cependant présenter un léger retard sur le second ; ils se dressent perpendiculairement au thalle, et en cela ils se comportent comme les conidiophores ; nous avons rencontré une fois des conidiophores et des ascogones sur le même thalle.

L'ascogone possède un diamètre supérieur au filament qui le produit ; sa longueur est double ou triple de sa largeur ; sa forme est ovale ; comme les conidiophores, il s'isole du thalle par une cloison basilaire ; le protoplasma s'y montre disposé en un réseau à mailles plus ou moins larges, ou bien fortement condensé ; dans ce dernier cas, on peut y trouver une ou deux grandes vacuoles ; un peu plus tard, ces vacuoles disparaissent et l'ascogone est rempli d'un plasma finement granuleux, présentant une assez grande sensibilité aux réactifs colorants : la condensation du protoplasma dans l'ascogone est en rapport avec la vigueur de la végétation, et elle n'est pas nécessairement arrivée au même degré pour le même stade ; en un point de l'ascogone, le plus souvent au centre, se voit un noyau déjà beaucoup plus gros que les noyaux végétatifs ordinaires ; il possède un nucléole excentrique (fig. 7).

La branche anthéridienne se développe comme l'ascogone ; mais son diamètre est beaucoup plus faible et sa forme reste cylindrique ; elle s'applique étroitement sur l'ascogone, à la surface duquel elle semble ramper (fig. 7) ;

son protoplasma est moins dense et son noyau, nucléolé, plus petit ; elle est séparée du filament par une cloison ; ce filament en général repose sur celui qui produit les ascogones ; cette branche s'allonge et elle arrive à recouvrir plus ou moins complètement le sommet de l'ascogone; son noyau se divise à ce moment ; l'une des moitiés

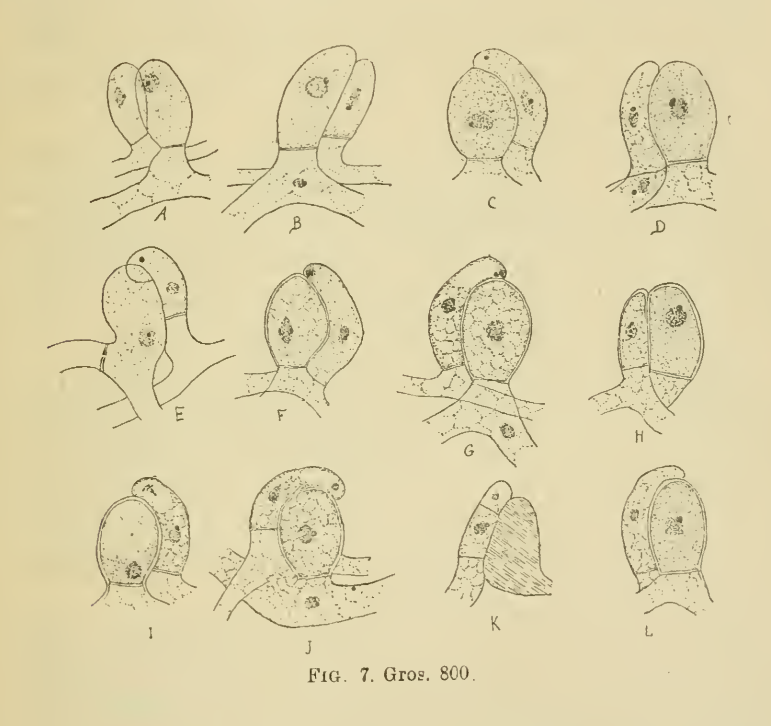


FIG. 7. Gros. 800.

se porte dans la partie supérieure qui s'isole sous forme d'une petite cellule désignée sous le nom d'*anthéridie* ; la branche anthéridienne est donc finalement composée de deux cellules : l'une, inférieure, conserve la plus grande partie du protoplasma et son noyau continue, malgré ses dimensions réduites, à offrir la structure normale ; l'autre cellule, beaucoup plus petite, ne renferme, en général, même au début, qu'un protoplasma raréfié et un noyau très petit, quelquefois à peine reconnaissable; il contraste

par sa petitesse avec le gros noyau de l'ascogone (fig. 8 et 9).

Nous nous trouvons ici à nouveau en présence du problème soulevé par A. de Bary, il y a une trentaine d'années ; le contenu de l'anthéridie passe-t-il dans l'ascogone ?

Nous avons vu que ce savant était resté dans une sage réserve : l'anthéridie, dit-il, reste toujours séparée de l'ascogone par une membrane, laquelle, autant qu'on peut le voir, n'est pas perforée.

Harper aurait dû se montrer aussi prudent ; il devait s'entourer de garanties sérieuses avant de nous dire qu'une communication s'établit entre les deux organes et que le noyau de l'anthéridie va se fusionner avec le noyau de l'ascogone ; nous ne pouvons nous empêcher de nous élever contre l'assurance de son affirmation.

L'étude des champignons nous est assez familière ; et, cependant, il nous a fallu des observations multipliées avant d'en arriver aux conclusions qui vont suivre : de temps en temps, le doute nous reprenait au moment de publier ce travail et nous recommencions une nouvelle série de préparations ; différer davantage serait maintenant une négligence coupable.

Sur plusieurs milliers de tout jeunes périthèces, nous n'avons jamais rien aperçu qui puisse justifier l'exactitude du fait avancé par Harper : toutes nos observations concordent pour établir que l'anthéridie, de même que la cellule qui la supporte, subissent une véritable dégénérescence, s'étendant à la fois au protoplasma et au noyau : il ne saurait donc être question pour ceux-ci de remplir le rôle qui leur est si complaisamment attribué.

Nous allons d'ailleurs en donner les preuves les plus convaincantes : nous avons laissé notre description au moment où l'anthéridie avec un noyau très petit se trouve en présence de l'ascogone possédant un noyau très gros.

Il est utile de remarquer que, lors de la division du noyau de la branche anthéridienne, le noyau supérieur qui sera celui de l'anthéridie montre fréquemment, dès ce stade, des aspects de dégénérescence manifeste ; alors que le noyau inférieur est de structure ordinaire, le noyau anthéridien n'atteste son existence que par des granulations dispersées, ou par une tache chromatique indistincte ; le protoplasma qui l'entoure, est lui-même vacuo-

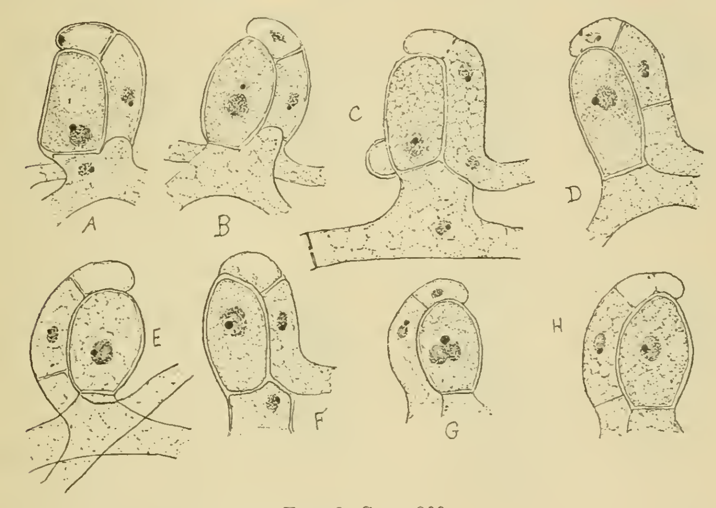


Fig. 8. Gros. 900.

laire (fig. 7), ce qui nous conduit à faire cette première constatation.

La branche anthéridienne peut montrer, même avant la délimitation de l'anthéridie, des phénomènes certains de dégénérescence.

Ceci nous explique pourquoi à côté d'anthéridies ayant du protoplasma et un petit noyau nucléolé, il en existe d'autres dans lesquels le noyau est indistinct, désagrégé ou absent, alors que le protoplasma lui-même est dépourvu de granules protéiques (fig. 8).

Pour plus de clarté dans l'exposition, nous examinerons:

A. Le périthèce avant la formation des filaments recouvrants : il n'y a en présence que l'ascogone et la branche anthéridienne ;

B. Le périthèce au début de la formation des filaments recouvrants.

A

C'est pendant cette période que devraient se produire : la communication entre l'anthéridie et l'ascogone, la pénétration du noyau mâle dans la cellule femelle et sa fusion avec le noyau de celle-ci ; on peut hardiment déclarer que ces divers stades exigeraient un certain temps ; sur un nombre assez élevé d'individus observés, on rencontrerait forcément l'un ou l'autre de ces états.

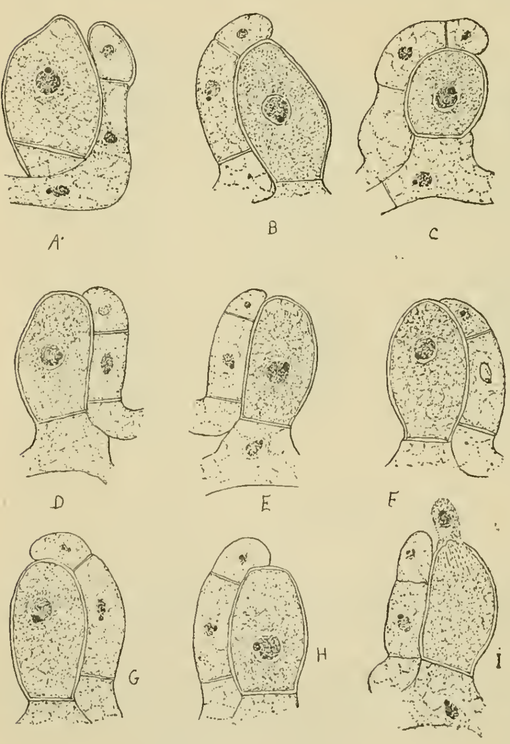


Fig. 9. Gros. 1000.

Nous reproduisons ici (fig. 9) un certain nombre de périthèces à cet âge : nous en avons rencontré une très grande quantité d'entièrement semblables comme structure. Dans tous, l'ascogone est rempli d'un protoplasma dense, finement granuleux, sensible aux réactifs colorants ; il peut montrer une ou deux grandes vacuoles ; mais il en est généralement dépourvu ;

au milieu de la cellule, ou vers son tiers supérieur, se voit avec beaucoup de netteté un gros noyau unique, de forme globuleuse : sa masse nucléaire est très grenue, très condensée ; le nucléole, qui se colore avec une grande intensité, est situé sur un des côtés et sa grosseur le rend très apparent ; l'ensemble du noyau a un contour bien défini.

Dans les mêmes périthèces, la branche anthéridienne donne lieu à des remarques d'une nature opposée ; la cellule inférieure est pauvre en protoplasma ; son noyau, bien qu'ayant la structure normale, est plus petit que les noyaux végétatifs ; la différence est encore plus accentuée en ce qui concerne l'anthéridie : quelques granulations représentent tout le protoplasma ; quelquefois le noyau garde encore son contour défini ; mais le plus souvent, il n'est représenté que par une granulation que sa sensibilité aux réactifs indique comme étant le nucléole ; autour, quelques traces péniblement discernables de la masse nucléaire (fig. 9).

La dégénérescence et même la disparition complète du noyau anthéridien se produit souvent à cette période ; cependant, il peut persister dans les stades suivants, ce qui nous a procuré la bonne fortune inattendue de pouvoir arriver à une certitude absolue sur ce point controversé.

Il faut convenir que les faits qui précèdent suffiraient déjà à entraîner une conviction ordinaire ; il s'agit, en l'espèce, de savoir ce que deviennent deux noyaux, l'un très gros, l'autre très petit ; nous assignons à chacun leur place et leurs caractères ; s'il leur avait pris fantaisie de se rapprocher et de se fusionner, nous serions arrivé à le constater tout aussi facilement.

B

Lors de la formation des rameaux recouvrants, on peut se trouver en face de deux aspects de l'ascogone.

a. *Le noyau est encore unique.* C'est ce qui arrive le

plus souvent. Les rameaux recouvrants peuvent, ainsi que l'a établi A. de Bary, partir de la base au nombre de huit à neuf ; ils se dressent perpendiculairement, entourent étroitement l'ascogone et prennent contact intime avec la branche anthéridienne ; plus souvent, dans nos récoltes, le nombre des filaments était moindre et, de l'un d'eux, partaient des branches horizontales qui enserraient l'as-

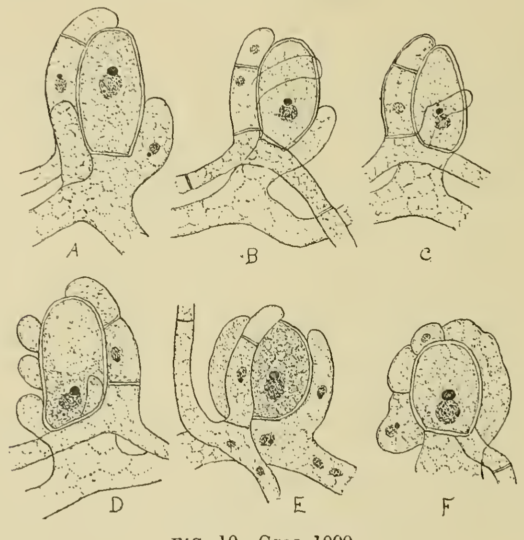


FIG. 10. Gros. 1000.

cogone (fig. 10-11) ; la chose importe peu. Finalement, l'ascogone se trouve entouré d'abord d'une assise, puis d'une seconde ; il n'est pas rare de rencontrer des périthèces à cet état dans lesquels le noyau de l'ascogone est encore indivis ; son volume a simplement subi un accroissement en rapport avec celui de la cellule qui le contient.

Non seulement il n'y a point eu pénétration du noyau de l'anthéridie dans l'ascogone, mais on arrive, dans quelques cas favorables, à retrouver ce noyau dans la petite cellule qui le contient, jusqu'au moment où la seconde assise de cellules recouvrantes va bientôt se former (fig. 11) ;

il ne saurait plus être question à ce moment de lui attribuer un rôle fécondateur. Lorsqu'il ne se trouve plus dans l'anthéridie, c'est qu'il a disparu par dégénérescence dans les stades précédents.

Nous devons ici mettre en garde contre des apparences qui pourraient induire en erreur ceux qui voudraient vérifier et contrôler ces résultats.

Nous ne conseillerons pas d'employer la méthode d'Harper qui consistait à faire des inclusions de feuilles attaquées par le *Sphærotheca* pour les débiter ensuite au microtome : ce procédé est excellent, mais seulement pour l'étude des périthèces plus âgés : pour en suivre les débuts, il faut pouvoir examiner ces *périthèces intacts* sous toutes les faces ; il faut, pour se mettre à l'abri d'une erreur, pouvoir en modifier la position, l'orientation, les tourner et les retourner, s'il y a doute.

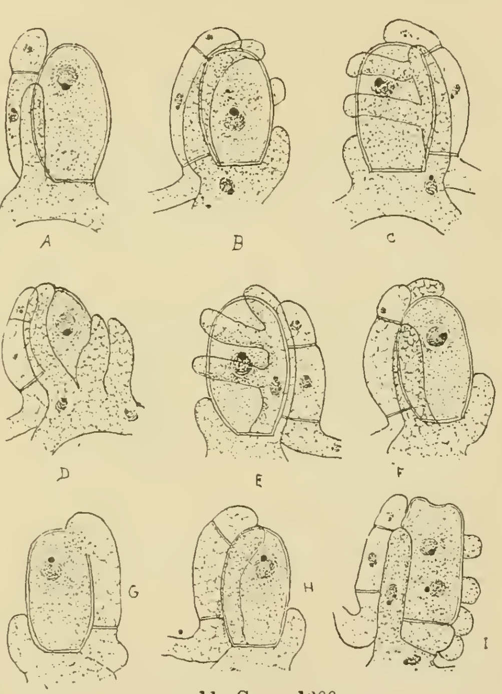


FIG. 11. Gros. 1000.

C'est ainsi qu'il nous est arrivé une fois d'avoir sous nos yeux l'aspect représenté (fig. 11, G).

On avait tout à fait l'illusion d'une communication directe entre l'anthéridie et l'ascogone, à tel point que notre conviction s'en trouvait ébranlée ; cependant, l'existence dans

l'ascogone d'une traînée plus sombre, parallèle à la branche anthéridienne, éveilla notre défiance ; on aurait pu l'interpréter comme produite par un courant venant de l'organe mâle ; après nombre d'essais infructueux, je réussis à faire opérer à l'ensemble une rotation de 180° et j'eus l'explication qui s'offrait d'elle-même ; l'apparence était due à un filament recouvrant qui se trouvait dirigé parallèlement à la branche anthéridienne (fig. 11, H).

Une autre fois, le protoplasma au sommet de l'ascogone montrait des stries qui étaient dirigées du côté de l'anthéridie ; de là, à voir l'existence d'un courant s'établissant entre les deux organes, il n'y a qu'un pas ; il est utile alors de se rappeler qu'une pareille striation s'observe quelquefois entre deux conidies voisines pourtant isolées ; elle est due à un retrait du protoplasme pendant la fixation ; elle peut être également occasionnée par une sortie accidentelle du protoplasma analogue à celle que nous représentons (fig. 9, I).

Ceci suffit amplement à montrer de quelles précautions il est nécessaire de s'entourer.

b. L'ascogone possède deux noyaux. Le noyau de l'ascogone se divise, soit dès le début de la formation des filaments recouvrants, soit beaucoup plus tard, alors que les périthèces ont déjà une paroi composée de deux assises de cellules.

Il est très instructif d'arrêter notre attention sur les jeunes ascogones ayant déjà deux noyaux. Supposons un instant avec Harper qu'il y ait communication directe entre l'anthéridie et l'ascogone, pénétration du noyau mâle dans la cellule femelle et fusion des deux noyaux en un noyau sexuel; *cela suppose nécessairement dans le cas d'ascogones à deux noyaux une anthéridie vide et dépourvue de son noyau.*

Or, à côté d'anthéridies dans lesquelles la dégéneres-

cence est complète à ce stade, il en est d'*autres qui montrent encore nettement leur noyau* (fig. 12, D, et fig. 11, I) ; cela suffit pour démontrer l'inconséquence et l'inexactitude du rôle que l'on veut faire jouer à cette cellule terminale ; c'est une *démonstration contre laquelle aucune objection n'est possible*.

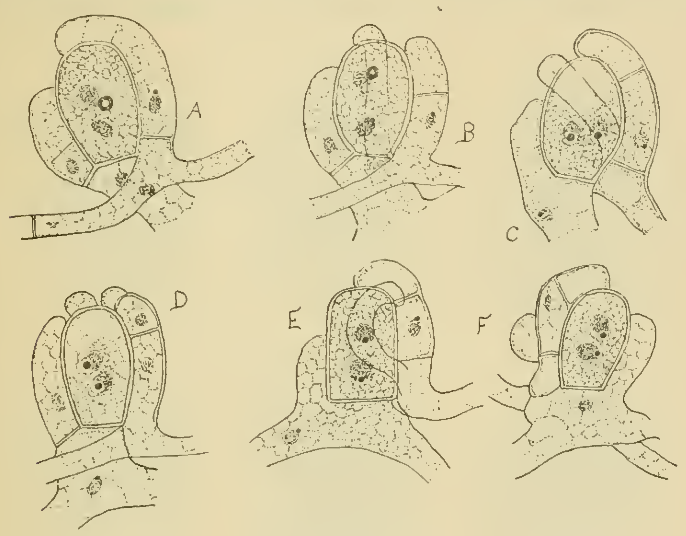


FIG. 12. Gros. 1000.

Nous ignorons si cette division du noyau de l'ascogone a lieu par division indirecte, comme dans les cellules-mères des conidiophores. Il est bon toutefois de noter que quelques aspects de nos dessins semblent plaider en faveur d'une division directe ; c'est ainsi que dans l'un, la masse nucléaire, accompagnée d'un seul nucléole, est divisée en deux moitiés symétriques (fig. 8, G) ; dans les deux autres dessins, on aperçoit ce nucléole, avec une grande vacuole au centre ; il continue à accompagner l'une des masses nucléaires ; la seconde est à quelque distance dans le protoplasma et elle est encore dépourvue du nucléole (fig. 12, A, B).

Plus tard, les deux noyaux de l'ascogone se montrent avec des caractères de grosseur et de structure absolument identiques (fig. 13) ; il faut cependant remarquer que, plusieurs fois, nous avons rencontré des ascogones âgés possédant deux noyaux, de grosseur très inégale ; le noyau supérieur était de beaucoup le plus développé ; nous supposons que ce dernier a augmenté ainsi son

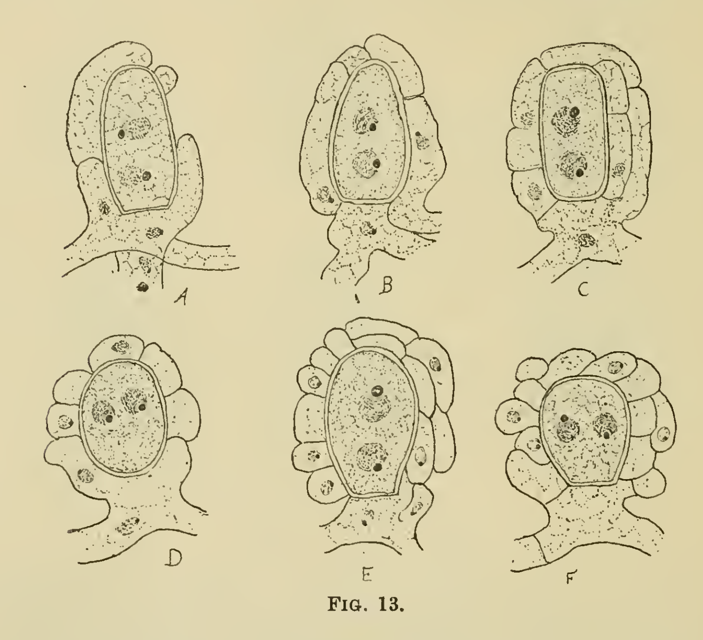


Fig. 13.

volume en vue d'une prochaine division, alors que le noyau inférieur reste indivis.

Il nous reste à examiner le développement ultérieur du périthèce; sur plusieurs points, nos observations concordent avec celles d'Harper ; commençons par voir ce que devient l'ascogone.

Il ne se comporte pas, dans tous les cas, d'une manière identique.

En général, la cellule à deux noyaux, destinée à fournir l'asque, se produit, comme dans le filament ascifère

des Pézizes (1) ; les deux noyaux de l'ascogone se divisent encore une fois ; des quatre noyaux ainsi formés, deux restent associés dans une cellule médiane, alors que les deux autres se trouvent isolés par une cloison à chaque extrémité de l'ascogone (fig. 14) ; dans la Pézize, l'étroitesse du filament ascifère permettait d'établir l'origine différente des deux noyaux qui restent associés ; ici,

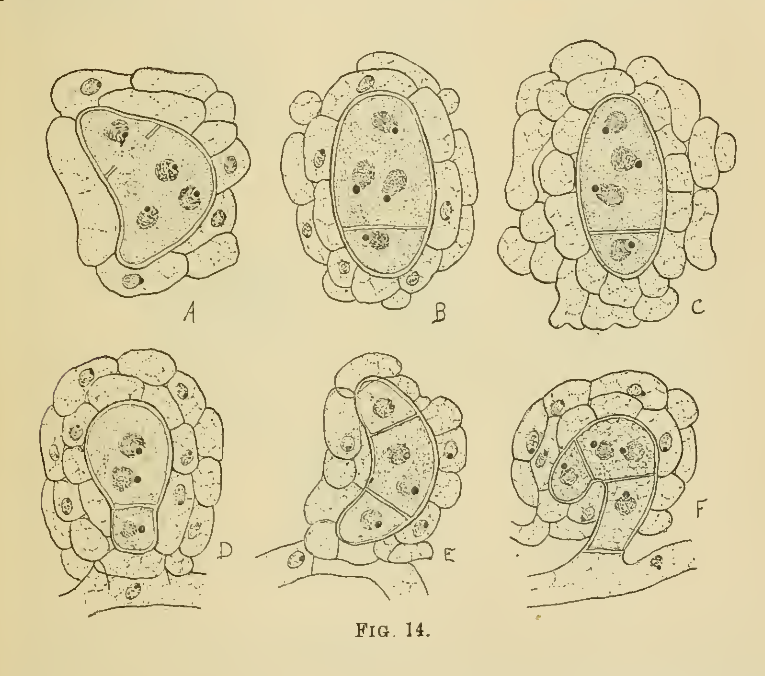


Fig. 14.

on ne peut que s'appuyer sur des probabilités pour admettre cette origine différente.

Il arrive que l'ascogone ne possède que deux cellules : l'une terminale à deux noyaux, l'autre basilaire à un seul noyau (fig. 14, D) ; il est vrai que ce cas est sans doute beaucoup plus rare qu'il ne paraît, car au milieu du périthèce, une cellule terminale à un seul noyau peut se

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Ascomycètes*, loc. cit.

trouver facilement masquée, donnant l'illusion d'un ascogone à deux cellules, alors qu'en réalité il y en a trois.

Nous avons vu quelquefois le rameau fertile se diviser de très bonne heure en deux cellules renfermant chacune un seul noyau (fig. 15, A) ; c'est la supérieure qui est chargée par la suite de fournir l'asque ; on y trouve plus

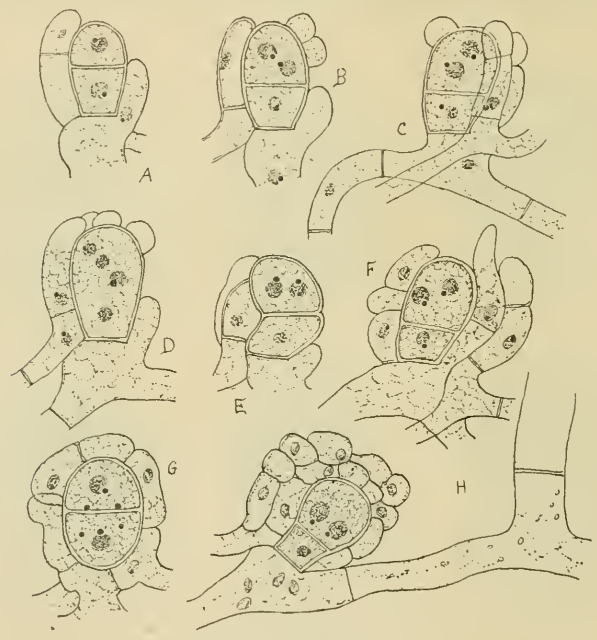


Fig. 15. Gros. 800.

tard deux noyaux et nul doute que ces noyaux ne se comportent comme ceux de l'ascogone ordinaire (fig. 15, B, C, E, F). Une seule fois, dans un ascogone composé de deux cellules à un seul noyau, nous avons constaté que ces noyaux étaient accompagnés chacun de deux corpuscules sphériques fortement colorés et qu'on aurait pu prendre pour des centrosomes (fig. 14, G) ; partout ailleurs, nous n'avons rien vu de semblable.

En résumé, l'ascogone est un organe destiné à fournir

une cellule à deux noyaux, lesquels, autant qu'on peut s'en assurer, sont d'origine différente ; cette cellule à deux noyaux fournira l'asque.

Lorsque nous avons indiqué l'origine de l'asque dans notre premier mémoire sur la sexualité des Ascomycètes, on pouvait encore douter de l'exactitude du fait annoncé : aujourd'hui, on peut le considérer comme étant absolument général.

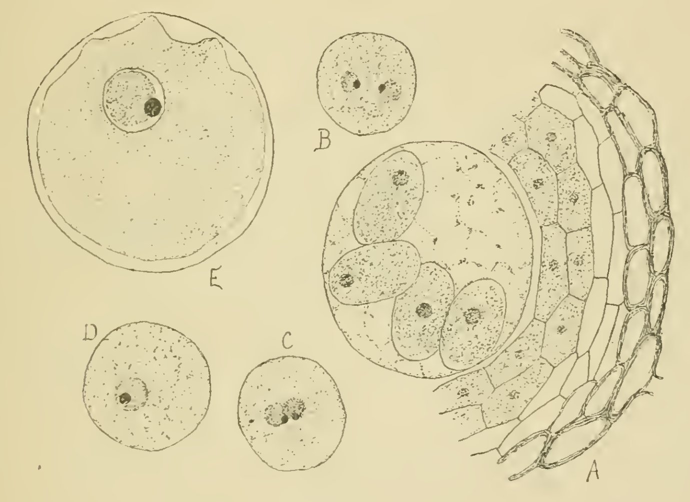


Fig. 15.

L'état de division des noyaux de l'ascogone n'a aucun rapport avec l'épaisseur de la paroi du périthèce ; ainsi, on peut rencontrer, par exception, il est vrai, quatre noyaux dans l'ascogone, dès le début de la formation des filaments recouvrants (fig. 15, D) ; en général, cependant, ce sont des périthèces beaucoup plus avancés qui possèdent ces ascogones à quatre noyaux ; quelques-uns ont une paroi à deux assises de cellules et même davantage (fig. 14, B, C).

A partir de ce moment, l'enveloppe du périthèce augmente d'épaisseur par la production de rameaux qui se développent en direction centripète ; le nombre des cou-

ches qui s'ajoutent ainsi varie dans de larges limites ; l'assise extérieure donne naissance à un certain nombre de longs poils cloisonnés, désignés sous le nom de fulcres ; cette assise, ainsi que celle qui la tapisse intérieurement, se montre plus tard dépourvue de protoplasma et de noyaux ; la membrane des cellules s'épaissit beaucoup et se colore en brun (fig. 15).

Dans les assises plus internes, lorsqu'il s'agit de périthèces bien développés, on rencontre de dehors en dedans : 1° deux assises de cellules à parois restées minces, mais vides de protoplasma ; 2° deux ou trois assises de cellules ayant conservé leur protoplasma et leur noyau ; elles entourent directement l'asque et peuvent être considérées comme cellules nourricières (fig. 15).

Il nous reste à voir ce que devient la cellule à deux noyaux de l'ascogone ; les cellules qui l'accompagnent et dont le nombre peut être supérieur à celui que nous avons indiqué, deviennent indistinctes au milieu des autres cellules du périthèce : elle seule conserve son individualité (fig. 14, B) ; ses deux noyaux se fusionnent comme dans toute fécondation et il en résulte un noyau unique qui est le noyau de l'asque (fig. 15, C, D).

Les effets de cette fécondation ne tardent pas à se manifester : le noyau sexuel devient relativement considérable ; l'asque qui le contient augmente de volume dans les mêmes proportions ; cet œuf (fig. 15, E) donne naissance à huit embryons qui sont les ascospores (fig. 15, A) (1).

Le noyau sexuel, qui a subi trois bipartitions successives, fournit ainsi un noyau à chacune des ascospores ; d'après Harper, l'asque des Erysiphées serait dépourvu d'épiplasme ; cependant, nous avons vu, dans le *Sphærotheca Castagnei*, un réseau protoplasmique entourant les spores ; dans les mailles de ce réseau, existent de

(1) On n'en voit que quatre dans cette section obtenue au microtome.

nombreux granules qui se colorent plus fortement que le reste (fig. 15, A).

Tel est le développement de cette espèce ; il ne diffère pas, au point de vue qui nous occupe, sensiblement des autres Erysiphées ; nous pouvons donc essayer, dans la dernière partie de ce mémoire, de résumer nos impressions et nos conclusions.

CONCLUSIONS

Zimmermann, après avoir constaté que rien n'empêche *a priori* de considérer comme un acte sexuel la fusion des noyaux que nous avons signalée dans les Ascomycètes, Basidiomycètes, Urédinées, Ustilaginées, ajoute cependant que cette interprétation est mise en échec par une observation d'Harper qui aurait trouvé chez les Ascomycètes, à une période différente du développement, une sexualité typique (1).

(1) Zimmermann : *Die morphologie und physiologie des pflanzlichen Zellkernes*, Iéna, 1896, p. 78. « Dahingegen wurde aber in den letzten Jahren namentlich von Dangeard nachgewiesen, dass bei zahlreichen Pilzen, den Ascomyceten, Basidiomyceten, Uredineen, und Ustilagineen der Bildung der Sporen eine Verschmelzung von 2 Kernen vorausgeht. Da ferner bei diesen Pilzen ein echter sexualakt bisher nicht mit voller sicherheit nachgewiesen war, so glaubte Dangeard in dieser Kernverschmelzung den wirklichen sexualakt endeckt zu haben. A priori ist ja auch die Moglichkeit nicht in Abrede zu stellen, dass sich der ganze sexualakt auch in Inneren einer einzigen Zelle abspielenkonnte. Ferner ist zu beachten, dass bei den Pflanzen mit konstant zwei oder mehrkernigen Zellen die Moglichkeit vorliegt, dass die beiden als sexual kerne gedeuteten Kerne ganz verschiedenen Entwickelungsreihen angehören, wahrend Z. B. bei dem typischen sexualakt *Basidiobolus ranarum* kerne miteinander verschmelzen, die sicher in der zweiten generation aus dem Gleichen kerne hervorgegangen sind. Bei *Spirogyra* ist es sogar nicht augeschlossen, dass kerne, die unmittelbar von dem gleichen mutterkerne stammen bei der Zygosporenbildung miteinander verschmelzen. Die grosse konstanz, mit der gerade

Cette observation d'Harper n'a plus de raison d'être ; nous pouvons donc plus que jamais revendiquer la justesse des conclusions que nous avons développées dans nos mémoires précédents.

Nous sommes d'autant plus à l'aise pour discuter quelques points intéressants de la sexualité des Ascomycètes.

Remarquons d'abord que ceux qui auraient voulu, sur cette observation d'Harper, réhabiliter la théorie de de Bary auraient été fort embarrassés de généraliser leurs conclusions ; le développement du périthèce, dans la grande majorité des Ascomycètes, ne peut comporter une fusion de noyaux sexuels au début de leur formation ; on le sait fort bien, même pour les exemples qui paraissent le plus favorables à cette théorie ; dans le *Pyronema confluens*, par exemple, le trichogyne formé par l'archicarpe ne se met en communication avec l'anthéridie qu'après s'être séparé de l'archicarpe par une cloison ; nous avons personnellement fait de nombreuses recherches sur les périthèces d'*Aspergillus* et de *Penicillium* et nous les publierons probablement plus tard ; nous pouvons dire dès maintenant que la conclusion qui s'en dégage est qu'aucune fécondation n'y existe entre l'ascogone et les branches recouvrantes ; il n'y a même pas lieu de chercher une fusion de noyaux au début du périthèce dans la plupart des Ascomycètes. En admettant qu'il existe véritablement chez ces champignons des trichogynes assimi-

2kerne, bei einer grossen Anzahl sehr verschiedener Pilze miteinander verschmelzen, das auf die verschmelzung folgende starke wachstum der kerne und die Zunahme an chromatischer substanz schien ferner zu Gunsten der Dangeard'schen Auffassung zusprechen. Demnoch ist dieselbe, wie in speciellen Teile dieses Buches noch ausführlich erortert werden soll, durch die von Harper an Ascomyceten gemachten Beobachtungen, durch die an einer anderen stelle des Entwickelungsganges der genannten Pilze ein typischer sexualakt nachgewiesen wurde, sehr unwahrscheinlich geworden.

lables à ceux des Floridées, quelle conclusion en tirer? On n'a même pas réussi, chez les Floridées, où les trichogynes cependant se présentent avec des apparences d'organes sexuels, à établir leur rôle ; il y a déjà même une tendance marquée à admettre que, dans certains cas tout au moins, ils ne prennent aucune part à la formation du sporocarpe (1); pourtant, chez ces algues, on ne se trouve pas encore en face de théorie permettant de négliger la présence de ces appendices.

On en serait donc réduit, chez les Ascomycètes, dans l'hypothèse la plus favorable, que les faits viennent démentir d'ailleurs, à admettre la sexualité chez un ou deux de ces champignons, alors que partout ailleurs elle a disparu ; cela ne vaudrait guère la peine de triompher comme on l'a fait. Alors surtout qu'on serait amené à négliger complètement une fécondation réelle, générale, ayant des caractères de sexualité qui se retrouvent admis par tous dans des cas dûment constatés (*Basidiobolus ranarum*).

N'insistons pas davantage, puisqu'il est prouvé qu'aucune fécondation n'a lieu entre l'anthéridie et l'archégone ; est-ce à dire cependant que nous soyons absolument fixés sur la valeur de ces organes ?

Nullement, et notre intention n'est même pas d'aller à l'encontre des considérations savantes, formulées par A. de Bary sur les homologies des archicarpes et des anthéridies ; voici pourquoi.

Dans l'*Eremascus albus* (fig. 16, A, B, C, D), deux cellules contiguës du même filament émettent chacune un rameau qui, on en conviendra, rappellent l'anthéridie et l'oogone du *Sphærotheca ;* il y a fusion du protoplasma au sommet de ces rameaux et probablement mélange des noyaux ; c'est un acte sexuel admis très généralement ;

(1) Bradley Moore Davis : *Developpement of the procarp and cystocarp in the genus Ptilota* (Bot. Gazette, vol. XXII, novembre 1896).

mais n'oublions pas que la cellule dans laquelle ces phénomènes ont lieu, est un asque ; d'où cette première conclusion conforme à la nôtre : *L'asque est un œuf.*

On sait, d'autre part, qu'un des deux rameaux peut manquer; l'asque se forme néanmoins dans les mêmes conditions et avec les mêmes caractères (fig. 16, E) ; il est naturel de supposer, puisque nous avons montré pour un

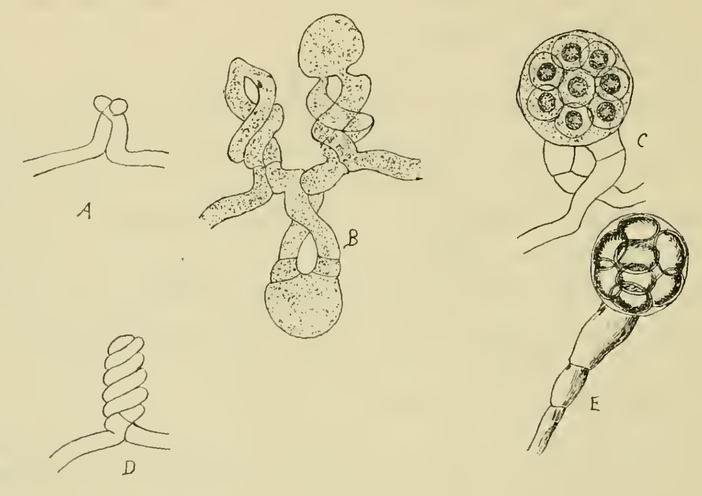


Fig. 16.

grand nombre d'espèces l'existence de deux noyaux à la base de l'asque — qu'il en est de même ici ; c'est une généralisation non seulement permise, mais commandée ; donc, les conditions strictement nécessaires à la formation de l'œuf n'exigentpas, même pour une espèce déterminée, le concours du *second rameau sexuel.*

On voit maintenant qu'il est possible d'admettre que les branches anthéridiennes sont des organes devenus inutiles ; on s'explique qu'ils puissent même manquer ; le champignon n'en forme pas moins ses *asques*, c'est-à-dire ses *œufs ;* il réunit, d'autre manière, les conditions strictement nécessaires pour leur fécondation.

Nous le répétons encore une fois: si nous nous trompons, ce n'est pas nous qu'il faut accuser, c'est la nature qui aurait à plaisir accumulé les ressemblances et les fausses similitudes (1).

J'ajouterai qu'on peut très bien admettre que la plante ne trouvant pas, dans ce mode de reproduction sexuelle, une manière suffisante de modifier son système protoplasmique, y supplée par ces anastomoses entre filaments et thalles différents que l'on retrouve si fréquemment dans les groupes où cette reproduction existe (sporidies des Ustilaginées, filaments germinatifs des spores d'Ascomy-

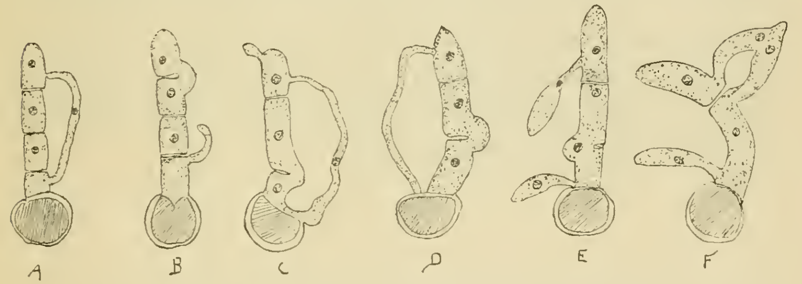


Fig. 17. — *Ustilago carbo.* Germination des oospores.

cètes, etc.); la chose est même très plausible; il y a, dans beaucoup de cas, une tendance manifeste des cellules à mélanger leur contenu; nous avons pu nous assurer avec l'aide de M. Armand, notre préparateur, que ce mélange des protoplasmas n'est pas accompagné par une fusion des noyaux; lorsque les cellules sont unicléées, comme dans le promycèle des Ustilaginées (fig. 17), les cellules après la fusion possèdent des noyaux; lorsqu'on considère les germinations des oospores d'Ustilaginées, avec leurs promycèles présentant de nombreuses anastomoses, on acquiert la conviction qu'il y a là un besoin impérieux pour la plante (fig. 17, A, B, C, D, E, F).

(1) P.-A. Dangeard: *Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes* (Le Botaniste, IVe et V^e fascicules, 4e série, 1895).

Les idées que nous défendons — et c'est ce que nous voulions établir en terminant — n'exigent donc pas une renonciation aux idées soutenues avec tant de talent par A. de Bary sur les homologies des archicarpes et des anthéridies, et elles permettent de supposer un rôle important aux anastomoses des protoplasmes ; elles ne demandent pas davantage à ses adversaires d'abandonner leur opinion sur la nature purement végétative de ces organes et des phénomènes de fusion protoplasmique.

Aussi est-il possible de tomber d'accord sur cette constatation, la seule essentielle : dans les champignons, il existe, comme chez les autres organismes, plantes ou animaux, des embryons possédant un noyau double à leur berceau ; partout ailleurs, on dit que de tels embryons sont d'origine sexuelle ; pourquoi leur refuserait-on ce caractère chez les champignons ?

NOTE SUR LA PLACE

DU

PROTOMYCES MACROSPORUS Unger

DANS LA CLASSIFICATION

Par SAPPIN-TROUFFY

DOCTEUR ÈS-SCIENCES

Aujourd'hui on sait que les *Protomyces* sont caractérisés par des formations de kystes intercalaires et par des spores qui se réunissent souvent deux à deux ; mais leur place dans la classification est restée jusqu'ici incertaine. Il suffit, pour s'en convaincre, de consulter les travaux qui ont trait à ce genre de champignons.

De Bary, qui a fait des recherches sur leur structure, les rapproche des Ustilaginées.

M. Plowright, dans son mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées, les range parmi les *Entyloma* (1).

M. Marshall Ward leur assigne également la même place (2).

(1) Plowright : *A Monograph of the british Uredineæ and Ustilagineæ*. London, 1889.

(2) Marshall Ward : *On the structure and life History of Entyloma Ranunculi* (Philosophical transactions, pl. 17 3, P. 10-13).

Enfin on sait que M. Van Tieghem, dans son *Traité général de Botanique*, leur attribue les caractères des Exoascées.

Toutes ces incertitudes nous ont engagé à entreprendre des recherches histologiques sur le *Protomyces macrosporus*, qui est le type du genre, afin d'amener une solution définitive.

Ce champignon vit sur les Ombellifères et produit sur les tiges et les feuilles qui le portent de petites taches blanches.

Le thalle se compose de tubes qui rampent dans les espaces intercellulaires sans pénétrer à l'intérieur des cellules. Cependant on y trouve des sortes de petits suçoirs extérieurs. On voit, çà et là, un certain nombre de rameaux qui se détachent des filaments et qui viennent s'appliquer sur les membranes cellulaires de la plante hospitalière, les dépriment ou s'étalent à leur surface (fig. 1, I).

Il diffère en cela du *Protomyces radicicolus* où, d'après Zopf, on trouve, à l'intérieur des cellules malades, des suçoirs claviformes, identiques à ceux des Péronosporées et des Ustilaginées (1).

Les tubes (fig. 1, I) sont relativement larges et granuleux ; leur paroi est mince et limite un protoplasme vacuolaire dans lequel on distingue un grand nombre de noyaux. Ces corps sont réduits à l'état de taches chromatiques qui ne laissent voir aucun détail de structure.

Lors de la formation des kystes, le protoplasme se condense, çà et là, sur le trajet des filaments en masses renflées (fig. 1, A, B, H), quelquefois digitées (fig. 1, C), qui s'isolent du reste du filament par des cloisons transversales. Le jeune kyste, d'abord allongé, ne tarde pas à

(1) Zopf: *Die Pilze* (Handbuch der botanik-von Schenk, p. 280).

devenir sphérique ou elliptique ; il grossit et s'entoure à la périphérie d'une forte enveloppe qui le protège durant quelque temps de vie latente (fig. 1, F). Le protoplasma

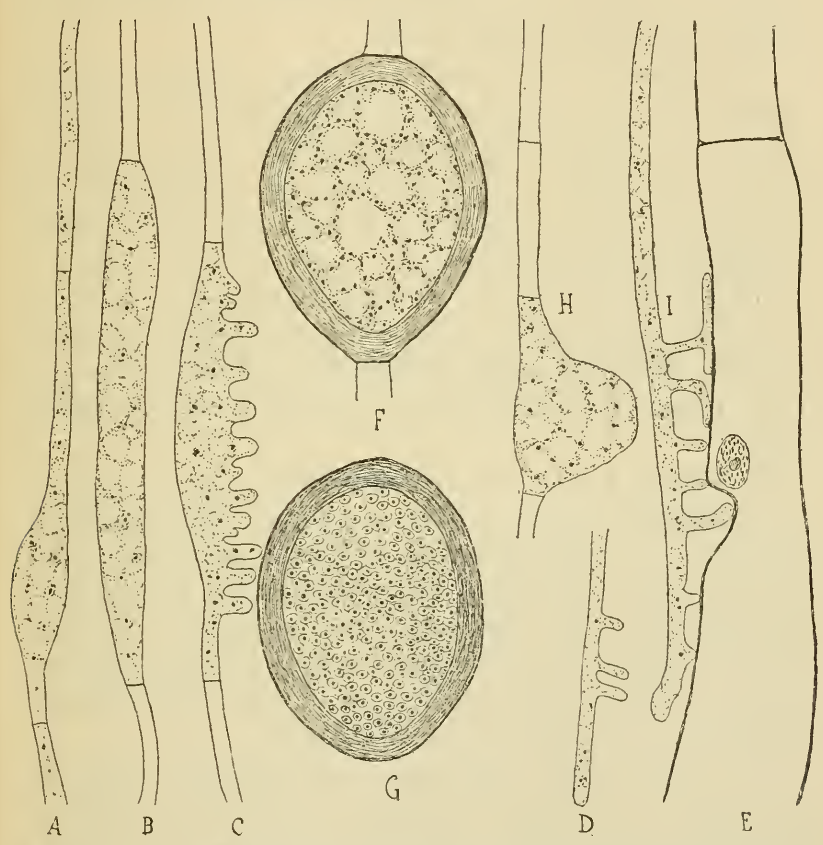


FIG. I. — *L*, *D*, Mycelium avec ses prolongements venant s'appliquer sur la membrane des cellules hospitalières. — *A*, *B*, *C*, *H*, *F*, différents stades de formation des kystes. — *G*, kyste renfermant un grand nombre de petites spores.

y forme de larges travées dans lesquelles sont logés de nombreux noyaux. La pluralité des noyaux se manifeste dès le début et leur nombre augmente avec les progrès du développement.

L'enveloppe présente à considérer trois couches :

1° l'interne, mince, cellulosique, entoure le protoplasme ; 2° la moyenne est épaisse et offre des stries concentriques ; 3° enfin l'externe représente la membrane primitive du tube qui s'est dilatée en forme de poche pour suivre l'accroissement du kyste.

Au moment de la germination, le protoplasme se concentre autour de chacun des noyaux et il se forme un nombre indéterminable de petites spores (fig. 1, G). La spore est sphérique ou elliptique et la membrane qui l'entoure limite un hyaloplasme au centre duquel se trouve un petit noyau sphérique.

Nous n'avons pu suivre les stades ultérieurs de la germination, mais les caractères histologiques que nous venons d'exposer suffisent amplement pour établir que cette espèce n'appartient ni au *Entyloma*, ni aux Exoacées.

M. Dangeard (1) a montré, en effet, que les spores intercalaires des *Entyloma* et les asques des Exoacées, auxquels on comparait ces kystes, renferment deux noyaux qui se fusionnent en un seul noyau sexuel d'où dérivent les noyaux des embryons des spores. Or, dans l'espèce que nous venons d'étudier, on ne remarque aucune fusion et les noyaux des spores ont une origine toute différente, puisqu'ils viennent du thalle.

Pour trouver un développement semblable dans les champignons, il faut se reporter à la famille des Chytridinées, et notamment aux *Cladochytrium*, où la reproduction se fait par kystes et par sporanges.

(1) P.-A. Dangeard : Le Botaniste, 3e série, 6e fascicule, 15 janvier 1894. *Ibid.*, 4e série, 1er et 2e fascicules, 25 juillet 1894.

OBSERVATIONS

DE

BIOLOGIE CELLULAIRE

Par P.-A. DANGEARD et L. ARMAND

L'étude de la biologie cellulaire attirera de plus en plus des adeptes : c'est le champ clos où se livrent les controverses les plus intéressantes ; on y cherche une explication de la vie ou du moins une compréhension meilleure des phénomènes qui la caractérisent ; on veut y trouver la raison d'être des manifestations d'hérédité, d'atavisme, de variation ; malheureusement, lorsqu'on examine les nombreuses théories en présence (1), on est frappé de leur peu de solidité : elles s'appuient sur des détails de structure cellulaire encore mal connus, ou diversement interprétés, lorsqu'elles ne se contentent pas de pures hypothèses.

Cherchons à augmenter le fonds commun d'observations sur la cellule : c'est actuellement le meilleur moyen de préparer la voie à des généralisations futures.

(1) Consulter Y. Delage : *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*. Paris, 1895.

Dans la cellule, deux individualités, si l'on peut s'exprimer ainsi, sont associées : le protoplasma et le noyau ; on ne sait pas encore la nature exacte du contrat qui les lie ; on ignore la date à laquelle il a commencé et les circonstances qui ont amené cette association ; nous pouvons du moins nous attacher à mieux connaître ces deux parties de la cellule dans leur structure, dans leurs modifications normales ou pathologiques, dans leur rôle réciproque.

Pour étudier les rôles respectifs du noyau et du protoplasma, deux méthodes principales sont actuellement connues.

Dans l'une, la première en date, on sépare sur un organisme vivant un fragment plus ou moins considérable dans le but d'observer les phénomènes de survie présentés par cette portion isolée et devenue indépendante du tout dont elle faisait partie ; Balbiani a donné à cette opération le nom de *mérotomie ;* grâce aux travaux de ce savant (1), grâce aux recherches de Werworn (2) et de Hofer (3), on a pu réussir à connaître approximativement, dans quelques cas, les fonctions qui dépendent uniquement du protoplasma et celles qui sont exercées concurremment par le protoplasma et le noyau.

L'un de nous a indiqué récemment une seconde méthode : elle consiste à charger un parasite nucléaire du soin de détruire complètement le noyau de la cellule ; le protoplasma ainsi énucléé vit encore assez longtemps

(1) Balbiani : *Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés* (Recueil zoologique suisse, t. V, 1888, p. 1-72). — *Nouvelles recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés* (Annales de micrographie, 1893).

(2) Verworn : *Biologische Protisten-Studien* (Zeitschr. f. Wiss. Zool., t. XLVI, 1888). — Psycho-physiologische Protisten-Studien. Experimentelle Untersuchungen, 1889.

(3) B. Hofer : *Experimentelle Untersuchungen uber den Einfluss des Kerns auf das protoplasma* (Jenaisch., Zeitschrift fur Naturw. t. XXIV, 1890).

et il est possible alors de fixer ses propriétés; cette méthode par *nucléophagie* a sur la première certains avantages appréciables, elle ne nécessite pas la mise à nu du protoplasma sur une grande surface et permet d'éviter le traumatisme qui est consécutif de la mérotomie (1); malheureusement, elle ne peut être d'un usage courant.

Dans ces deux méthodes, on ne parvient à isoler dans la cellule qu'un seul des associés, le protoplasma; le rôle du noyau ne peut être apprécié que par une comparaison entre les fonctions remplies par ce protoplasma seul et la somme des fonctions dévolues à la cellule tout entière.

Il existe bien une troisième manière permettant d'isoler, dans une cellule, un fragment de protoplasma dépourvu de noyau: c'est par plasmolyse que Klebs a réussi à montrer que la formation d'une membrane, chez différentes algues, est liée à la présence d'un noyau (2); mais cette dernière méthode est évidemment défectueuse et les résultats qu'elle a fournis ont été contestés.

N'y aurait-il donc pas moyen d'observer également dans la cellule le noyau seul, après disparition complète du protoplasma? Personne, à notre connaissance, n'a encore posé cette question, ni essayé de la résoudre; nous allons voir, dans la suite de ce travail, que la chose n'est peut-être pas impossible; de même qu'on peut obtenir une *nucléophagie* totale, de même il semble bien que, dans certains cas, on puisse observer une *plasmaphagie* complète, laissant le noyau encore vivant.

Lorsque des tissus meurent lentement sous l'influence d'une blessure, sous l'attaque de parasites animaux ou végétaux, sous l'action de conditions physiques défavo-

(1) P.-A. Dangeard: *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma* (Le Botaniste, 4e série, janvier 1896).

(2) Klebs: *Beiträge zur physiologie der Pflanzenzelle* (Unter. aus dem bot. Institut in Tübingen, Bd. II, p. 489).

rables, et même lorsque la mort arrive naturellement, n'y aurait-il pas grand intérêt à suivre en détail ce que devient chacun des associés ? Lequel possède la plus grande résistance ? Est-ce dans le noyau que la vie persiste le plus longtemps ? Il y a là un champ d'étude vaste qui exigera peut-être des réactifs spéciaux, des méthodes nouvelles d'investigation.

Bornons-nous aujourd'hui à montrer, par un seul exemple, comment il est possible, en cherchant dans cette voie, d'arriver à des résultats vraiment intéressants et nouveaux ; il nous sera fourni par une étude des hypertrophies et des déformations du noyau, sous l'influence parasitaire, dans les racines d'Orchidées.

Les hypertrophies et modifications du noyau, sous l'influence parasitaire, ont déjà été signalées dans les cellules végétales par divers auteurs.

Sappin-Trouffy, dans ses belles recherches sur l'histologie des Urédinées, a vu les suçoirs de tous ces champignons se porter au voisinage du noyau ; ce noyau se déforme, s'hypertrophie, et il finit tôt ou tard par perdre son contour régulier et sa chromatine (1). Rosen avait déjà remarqué des déformations dans une espèce, le *Puccinia asarina* (2). Il y aurait intérêt à mieux préciser les divers états que le noyau présente avant de disparaître complètement : nous en avons indiqué quelques-uns à propos d'autres parasites plasmaphages (3).

L'un de nous a pu s'assurer que les suçoirs des Pé-

(1) Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (Le Botaniste, 2e-5e fascicules, 1896).

(2) Rosen : *Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen* (Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgegeben von Dr Ferdinand Cohn, 1892, p. 258).

(3) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma* (Le Botaniste, 4e série, 6e fascicule, 1896, p. 240).

ronosporées affectionnent également le voisinage du noyau; leurs branches, lorsqu'ils sont ramifiés, entourent étroitement la masse nucléaire et la déforment; il y a hypertrophie du noyau et de la cellule qui le contient (fig. 1).



FIG. 1. — *Peronospora effusa.* — S, suçoirs ; N, noyau de la cellule hospitalière (grossissement 400). D'après Dangeard.

Cavara vient de montrer que le champignon qui vit dans les cellules corticales des racines de vanille produit, sur le noyau de ces cellules, des effets remarquables; les noyaux, qui sont normalement sphériques, deviennent fréquemment lobés ou anguleux; ils peuvent se fragmenter par division indirecte; l'influence parasitaire agit même à distance, car les noyaux des cellules non

envahies par le parasite sont eux-mêmes hypertrophiés dans le voisinage du point attaqué (1).

Tout récemment, Molliard a constaté des faits analogues dans des cellules végétales attaquées par des Phytoptides et il termine par cette conclusion : « En résumé, les phénomènes présentés par les cellules attaquées par différents parasites animaux ou végétaux, lorsqu'ils se traduisent par une hypertrophie, ne dépendent ni de la nature des cellules ni de celle des parasites ; ils se résument en un accroissement d'activité du cytoplasme et du noyau, et sont ceux que l'on rencontre dans toutes les cellules présentant, pour des causes normales ou anormales, cet accroissement d'activité : une hypertrophie du cytoplasme et du noyau, puis des modifications, subies par ce dernier et qui se rapportent à sa dégénérescence et à sa disparition complète (2) ».

L'influence parasitaire n'est pas en effet la seule à produire des modifications profondes du noyau.

Dès 1880, Prillieux, étudiant les altérations produites dans les plantes par la culture dans un sol surchauffé (3), arrivait à des résultats très intéressants : les germinations de courge et de haricot, obtenues dans ce sol surchauffé, présentaient une hypertrophie considérable de l'axe hypocotylé : elle était due, non à une multiplication du nombre des cellules, mais à une augmentation de leur volume. Prillieux a vu, à l'intérieur de ces grandes cellules, les noyaux grossir outre mesure, se déformer, se fragmenter, en un mot présenter les mêmes phénomènes que ceux dont nous venons de constater l'existence dans l'irritation parasitaire.

(1) F. Cavara : *Ipertrofie ed anomalie nucleari in seguito a parassitismo vegetale* (Rivista di patologia vegetale, vol. V, 1896).

(2) Molliard : *Hypertrophie pathologique des cellules végétales* (Revue générale de Botanique, 15 février 1897, p. 44).

(3) Prillieux : *Annales sc. nat. Bot.*, 1880, t. X.

De son côté, Zacharias vient de suivre avec soin les divers états par lesquels passe le noyau dans les tubes criblés du maïs et de la courge (1).

Le sujet est loin cependant d'être épuisé : en particulier, lorsque, dans une cellule, le protoplasma et le noyau se trouvent en présence d'un organisme parasite, il s'établit un *modus vivendi* qui aurait besoin d'être mieux défini ; ce n'est qu'en connaissant exactement la nature des relations qui s'établissent, que l'on pourra arriver à mieux comprendre ces associations comprises sous le nom général de *symbiose*.

Les mycorhizes endotrophiques des orchidées sont très favorables à ce genre d'étude ; elles ont été observées et décrites par Schleiden, Reissek, Schacht, Prillieux, Drude, Reinke, Eidam, Mollberg, Vuillemin.

Wahrlich nous a fourni sur ces curieuses formations des renseignements assez précis : il a démontré que les grosses pelotes que l'on trouve abondamment dans les cellules corticales des diverses espèces d'orchidées étaient d'origine mycélienne ; à la suite de cultures, il a rapporté ces champignons au groupe des Pyrénomycètes et il distingue deux espèces sous le nom de *Nectria Vandae* et *Nectria Goroshankiniana* (2) ; cette assimilation, selon Franck, n'est pas encore suffisamment justifiée, et il donne au champignon le nom générique d'*Eidamia*, sans se prononcer sur sa place exacte dans la classification (3). Nous commencerons par dire quelques mots du champignon avant d'étudier son action sur les cellules ; nos observations ont porté presque toutes sur les racines de

(1) E. Zacharias : *Ueber das Verhalten des Zellkern in Wachsendem Zellen* (Flora, Bd. 81, Heft II, 1895).

(2) W. Wahrlich : *Beitrag zur Kenntniss der Orchideen wurzelpilze* (Bot. Zeit., 1886).

(3) Frank : *Lehrbuch der Botanik*, vol. I, p. 267, Leipzig, 1892.

l'*Ophrys aranifera* ; c'est à cette espèce que se rapportent les figures du texte.

Les filaments mycéliens pénètrent dans la racine soit par l'intermédiaire des poils radicaux (fig. 2, A), soit directement par les cellules de l'assise pilifère ; ils passent de là dans les cellules sous-jacentes, à travers les parois cellulaires ; ces filaments présentent un étranglement très prononcé au niveau de chaque cloison qu'ils traversent (fig. 2, B) ; leur membrane, d'abord incolore, devient plus tard jaunâtre ou brunâtre : aussi, est-il très difficile d'y découvrir les noyaux ; ceux-ci sont excessivement petits ; dans le cours de nos recherches sur les différents groupes de champignons, nous en avons rarement vu de taille aussi réduite ; dans les conditions les plus favorables, on aperçoit un nucléole à peine plus gros que les deux ou trois granulations chromatiques qui constituent la charpente de ce noyau ; le mycélium est cloisonné çà et là en articles qui contiennent fréquemment deux noyaux ; mais nous ne saurions dire avec certitude si ce nombre peut être plus élevé ; ces noyaux n'ont d'ailleurs d'intérêt que par leur petitesse même ; il en faudrait plus de 10.000 réunis pour égaler en volume un seul des noyaux de la plante hospitalière ; lorsque le mycélium est jeune, on peut voir, dans les extrémités en voie de croissance, un protoplasma finement granuleux, presque homogène.

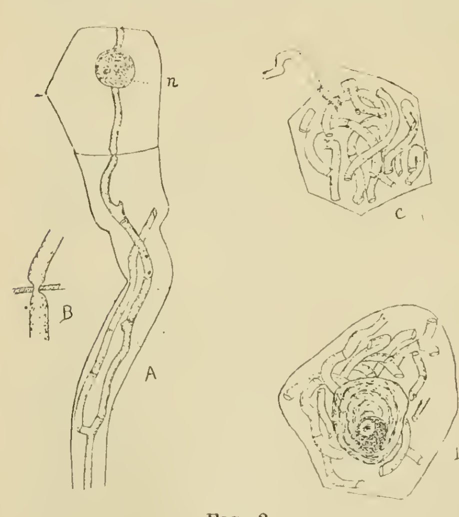


FIG. 2.

Le mycélium se répand dans les cellules corticales de la racine sans pénétrer dans le cylindre central ; mais il ne produit ici ses grosses pelotes caractéristiques qu'à une certaine distance de la surface ; les deux ou trois assises les plus extérieures ne présentent en général que des filaments mycéliens ou des pelotes rudimentaires ; les cellules plus profondes augmentent beaucoup de volume : les filaments mycéliens s'y ramifient, entre-croisent leurs rameaux et finissent par former une masse compacte, qui se comporte à l'égard du noyau de deux manières différentes : elles l'entourent plus ou moins complètement ou bien elles se constituent en dehors de lui. Ce résultat est dû, nous semble-t-il, à l'état de la cellule au moment où le champignon y pénètre : en effet, si la cellule est très jeune, le noyau en occupe encore le centre, et il se trouve tout naturellement enveloppé par les rameaux mycéliens ; si la cellule est plus âgée, le noyau est devenu pariétal, et il échappe à l'action directe des filaments qui se pelotonnent au milieu de la cavité cellulaire.

Quoi qu'il en soit, les résultats produits sur les noyaux sont très différents dans l'un et l'autre cas ; et pour mieux les comprendre, nous commencerons par examiner quelle est la structure de la cellule dans une racine non attaquée pour cette même région de l'écorce.

Cette région est formée par cinq ou six assises de grandes cellules polyédriques renfermant beaucoup d'amidon ; les noyaux y sont globuleux ; ils occupent le milieu de la cellule ; plus rarement, ils se trouvent au contact même de la paroi : l'amidon est disposé autour d'eux en grains sphériques, de grosseur variable (fig. 5, A) ; ces noyaux sont entourés par une membrane nucléaire très mince ; les granules de chromatine y sont disposés en un réseau dont les mailles sont de largeur variable : en certains points, les mailles du réseau sont tellement fines

que la chromatine ainsi accumulée paraît former des amas homogènes ; cet aspect peut s'étendre sur une partie plus ou moins grande du noyau ; en un point de ce noyau, se trouve un gros nucléole arrondi de structure homogène. Dans ces cellules amylifères, le protoplasma disparaît graduellement ; on n'en retrouve que des traces qui se montrent alors sous forme de très fins trabécules ; le reste de la cellule est rempli de suc cellulaire incolore.

Cette région ne comprend pas l'écorce tout entière : elle reste séparée de l'assise subéreuse par une ou deux épaisseurs de cellules ordinaires, et elle ne s'étend pas en général jusqu'à l'endoderme même : les cellules endodermiques ne possèdent point d'amidon.

C'est dans toutes les cellules de cette région que le champignon élit domicile ; et le premier effet de l'irritation parasitaire est d'amener une hypertrophie des cellules et de leur noyau ; les cellules présentent un diamètre double de leur diamètre normal, et elles sont dépourvues d'amidon : l'irritation parasitaire agit à distance, ainsi que l'a constaté Cavara dans les racines de vanille.

Le champignon ne pénètre pas dans les cellules à raphides : ces dernières sont toutes mortes ou à peu près ; dans quelques-unes, on réussit encore à voir le noyau qui s'aplatit au contact de la paroi et se colore à peu près uniformément dans sa masse : le paquet de raphides est lui-même entouré d'une substance incolore contenant un grand nombre de globules sensibles à l'action des réactifs ; la plupart des autres ne renferment plus ni protoplasma ni noyau.

Sur des sections de racines traitées par l'iode et l'acide sulfurique, les membranes des cellules corticales, qui sont de nature cellulosique, se colorent en bleu ; elles se montrent alors, sur toute leur surface, criblées de petites ponctuations de grandeur variable et de forme ovale ou elliptique ; c'est par ces ponctuations que le champignon

pénètre d'une cellule à l'autre en présentant au passage un étranglement prononcé.

Arrivé dans une cellule, le filament mycélien s'y ramifie abondamment ; ses rameaux s'entre-croisent et s'enchevêtrent irrégulièrement ; leur membrane est mince et incolore : le protoplasma est finement granuleux, presque homogène dans les extrémités en voie de croissance : on voit partout de nombreux noyaux ; mais les filaments sont tellement contournés qu'il est très difficile de pouvoir fixer avec exactitude leur nombre par article (fig. 3) : nous pensons qu'ils sont assez nombreux.

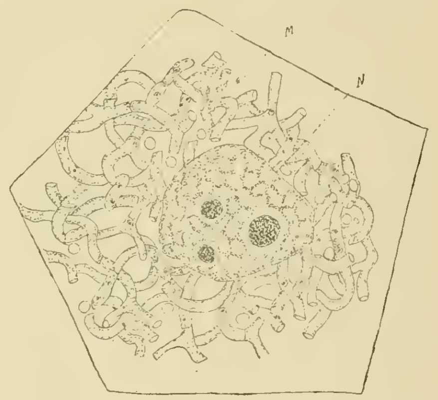


Fig. 3. — *Ophrys aranifera*. — Noyau de la cellule hospitalière entouré par le mycélium du champignon (grossissement 400).

A ce moment, le champignon vit en bonne intelligence avec le noyau de la cellule : celle-ci possède encore du protoplasma qui se trouve principalement disposé autour du noyau en couche mince : un peu plus tard, la quantité de protoplasma diminue et le buisson mycélien commence à montrer des signes manifestes de désorganisation ; certains filaments sont renflés irrégulièrement ; ils sont limités par une membrane nette ; au dedans, le protoplasma occupe un canal qui est séparé de la membrane par une large espace annulaire incolore. Ce protoplasma est granuleux, réticulé ; il réagit aux réactifs comme le protoplasma vivant ; on y trouve plusieurs noyaux par article ; dans d'autres filaments, le contenu se transforme en une pâte homogène de couleur jaunâtre ou brunâtre : puis, les limites des hyphes deviennent indistinctes : les

noyaux de ce mycélium ont totalement disparu : il y a eu gonflement des membranes qui s'appliquent les unes sur les autres : on réussit, au moyen de l'iode et de l'acide sulfurique, à y faire apparaître des stries concentriques très rapprochées. Bref, il y a une gélification totale à laquelle prennent part le protoplasma et les membranes, et qui donne naissance à une pelote compacte dans laquelle on ne distingue plus que des zones concentriques d'épaisseur variable ; cette pelote occupe les deux tiers environ du volume de la cellule : les pelotes sont réunies d'une cellule à l'autre par des filaments mycéliens.

La transformation est loin d'être toujours aussi complète ; parfois la gélification n'atteint que la partie centrale qui reste entourée d'un feutrage de filaments à paroi mince et incolore, ou à paroi plus épaisse et jaunâtre (fig. 2, D) ; dans les cellules qui occupent le voisinage de la circonférence de la racine, le plus souvent, il n'y a même pas gélification ; les filaments restent distincts et de couleur jaune brun ; on peut encore trouver en un point quelconque de la région occupée par le champignon des buissons mycéliens qui persistent avec leur paroi distincte, mince et incolore.

En d'autres termes, dans chaque cellule, le champignon peut s'arrêter, dans sa désorganisation, à l'un des stades qui le conduisent à la gélification complète.

Personne ne paraît s'être posé la question de savoir si cette transformation gommeuse est une propriété du champignon lui-même, ou bien si elle est d'ordre pathologique. Nous pensons que c'est à cette dernière opinion qu'il faut se rallier : en effet, ici, contrairement à ce qui existe généralement, la plante lutte avec avantage contre l'envahisseur ; cette lutte existe dans chaque cellule ; le champignon qui se trouve en présence du protoplasma et du noyau de cette cellule, semble avoir d'abord l'avantage : les conditions sont favorables à son développement, puis-

qu'il se ramifie en nombreuses branches ; mais bientôt les choses changent de face : le protoplasma de la cellule a été plus ou moins complètement absorbé, sans doute pour fournir aux besoins de la nutrition du champignon : la lutte se trouve à peu près circonscrite entre le parasite et le noyau de la cellule ; pendant que le noyau conserve sa vitalité, le parasite meurt et se transforme en une masse informe et inerte ; cette désorganisation ne peut guère être attribuée qu'à l'action du noyau : il doit se produire une sorte de digestion intracellulaire, s'exerçant sur le champignon. Quelles sont exactement les réactions qui se passent ? L'action est-elle due à la sécrétion d'un acide ou d'une base ? Nous l'ignorons ; lorsque cette question s'est présentée à nous, il ne fallait plus songer à se procurer des échantillons vivants de cette orchidée ; maintenant que l'attention se trouve appelée sur ce point, nul doute que l'emploi judicieux du tournesol et de l'alizarine sulfoconjuguée n'amène à des résultats intéressants, du genre de ceux qui ont été obtenus chez les infusoires et les amibes (1).

Bien que nous ne puissions pas affirmer que le protoplasma disparaît entièrement dans les cellules renfermant le champignon, il est permis, semble-t-il, de penser que son rôle est devenu à peu près négligeable ; tant que la cellule renfermait suffisamment de protoplasme, le parasite s'est nourri et s'est développé avec vigueur ; lorsque cette provision est épuisée, l'action du noyau se fait sentir : c'est une sorte d'action digestive qui amène la mort et la désorganisation du parasite ; cette action digestive se continue ; elle s'exerce tout particulièrement au contact, à en juger par les relations intimes qui s'établissent entre le noyau et la pelote gommeuse mycé-

(1) Balbiani, *loc. cit.*, et F. Le Dantec : *Recherches sur la digestion intracellulaire chez les Protozoaires* (Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, 1891, t. XXIII).

lienne ; c'est ainsi qu'on voit les noyaux s'étaler à la surface de la pelote, se ramifier de diverses façons à son intérieur, se comporter, en un mot, comme un rhizopode à protoplasma réticulé ; de plus, nous avons constaté plusieurs fois, autour de noyaux plus ou moins entièrement engagés dans la masse du peloton gélatineux, la présence d'une zone incolore : elle était délimitée très nettement (fig. 4, B) : à cet endroit, il n'y avait pas de géla-



Fig. 4. — Pelotes mycéliennes et noyaux des cellules corticales (grossissement 500).

tine, et sa disparition est due, selon nous, à une sorte de digestion effectuée par le noyau.

C'est la première fois que, chez les plantes, on constate cette influence du noyau sur la digestion ; mais elle a été indiquée chez les animaux par plusieurs auteurs, par Hofer (1) dans l'*Amœba Proteus*, par Verworn (2) dans *Thalassicolla pelagica*.

Les noyaux de la cellule, malgré les déformations con-

(1) Hofer : *Experim. Untersuchungen über den Einfluss des Kernes auf das protoplasma* (Jen. Zeitsch. f. Naturwis., 1890, Bd. 24, N. F. Bd. 17, p. 105).

(2) Verworn : *Die physiologische Bedeutung des Zellkerns* (Pfluger's Archiv. f. d. ges. Physiol., 1892, Bd. 51).

sidérables qu'ils peuvent subir et que nous étudierons en détail, sont cependant vivants, et cela n'est pas en contradiction avec la disparition progressive du protoplasma ; on sait en effet, d'après les travaux d'Acqua (1) et de Verworn, que des noyaux, isolés du protoplasma, peuvent continuer à vivre pendant un temps assez long.

Quant aux pelotes gélatineuses, nous avons vu que la vie les abandonne de très bonne heure : nous connaissons moins la nature des modifications chimiques qui s'y produisent par la suite.

Drude et Reinke ont rapproché cette substance des gommes et des mucilages, et Drude a même émis l'idée qu'elle est voisine de l'arabine. Wahrlich conteste le fait en s'appuyant sur ses expériences qui lui montrent que, contrairement à ce qui se produit pour les gommes, l'action de l'eau et de la potasse n'amène pas une augmentation sensible du volume des pelotes : il incline à penser que ces formations renferment soit de l'huile, soit plutôt une résine ; elles sont très résistantes à l'action des acides et des alcalis.

Nous pensons qu'il y a lieu de maintenir cette substance dans le groupe des gommes : elle provient d'une modification de la membrane et du protoplasma ; on sait d'autre part qu'il y a tous les passages entre des gommes qui sont entièrement solubles sous l'action de l'eau et d'autres qui n'augmentent même pas de volume ; on sait également que les unes sont solubles dans l'oxyde de cuivre ammoniacal, alors que les autres y sont totalement insolubles ; de même, les unes bleuissent sous l'action de l'iode seul ; pour les autres, il faut en plus l'action de l'iode et de l'acide sulfurique comme pour la cellulose :

(1) Acqua : *Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale* (Malpighia, 1891, vol. V).

enfin, quelques-unes se colorent simplement en jaune par l'iode ou même restent incolores (1).

Dans ces conditions, nous n'avons qu'à indiquer quelques-unes des réactions que nous avons observées.

Wahrlich a obtenu avec le chlorure de zinc iodé une coloration variant du violet et du bleu jusqu'au bleu foncé.

En employant l'iode et l'acide sulfurique, nous avons eu un résultat différent; pendant que les cellules de la racine donnaient la réaction cellulosique, les pelotes prenaient une coloration acajou ; sur quelques-unes, une teinte verte s'est produite suivant quelques zones concentriques ; l'iode, employé seul, colore ces pelotes en jaune; elles sont solubles après quelque temps dans l'oxyde de cuivre ammoniacal ; elles le sont également dans l'acide sulfurique concentré ; l'hématoxyline leur communique une couleur brune. Dans les colorations doubles au picrocarmin et bleu de Löfler, elles prennent une teinte verte ; avec la safranine et le violet de gentiane, c'est la couleur rouge qui domine ; avec le vert de méthyle, ces pelotes se comportent absolument comme les membranes lignifiées (2).

On peut dire qu'elles ont des réactions communes avec la cellulose, avec les membranes lignifiées et même avec la chromatine : cela ne peut surprendre en raison de leur origine même.

Nous allons maintenant examiner ce que devient le noyau de la cellule à partir du moment où le champignon y a pénétré.

Lorsque le parasite a envahi un point de l'écorce, les cellules réagissent, même à distance, pour lutter contre

(1) Consulter Zimmermann : *Die botanische Mikrotechnik*, Tubingen, 1892, p. 152.

(2) Il est bon de remarquer qu'il s'agit ici de pelotes totalement gélifiées et non des états intermédiaires.

l'envahisseur : il s'y développe une vitalité exagérée qui entraîne une hypertrophie des cellules et des noyaux.

Les noyaux subissent ensuite des modifications dans leur forme et dans leur structure ; pour les étudier plus

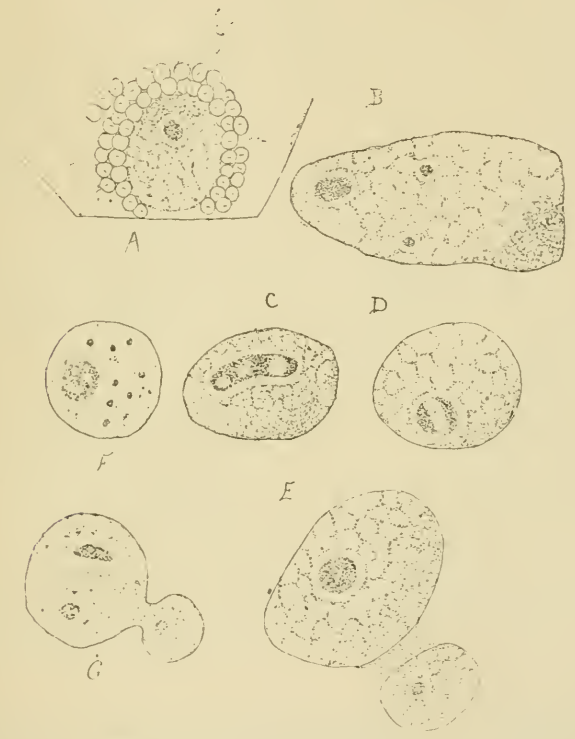


Fig. 5. — *Ophrys aranifera*. — Noyau ordinaire A ; noyaux hypertrophiés B, C, D : noyaux en divisions E, G (grossissement 580).

facilement, on peut distinguer deux cas principaux, reliés d'ailleurs entre eux par de nombreux intermédiaires.

1° *Le noyau reste extérieur aux pelotes mycéliennes.*

Nous avons déjà fait remarquer précédemment que cette position devait être en rapport avec une pénétration tardive du champignon, alors que le noyau était déjà devenu pariétal dans les cellules : cela peut tenir également à un faible développement du peloton.

Ces noyaux se comportent sous l'action des réactifs comme les noyaux des cellules normales : leur structure est réticulée (fig. 5, B, C, D) ; il y a cependant une tendance de la chromatine à s'amasser en îlots irréguliers et même à se condenser en masses compactes ; au lieu d'un seul nucléole, il y en a généralement plusieurs, dont un gros et plusieurs de taille plus réduite (fig. 5, B) ; ces nucléoles sont érythrophiles, alors que le protoplasma est cyanophile : ces nucléoles renferment souvent plusieurs vacuoles ; d'autres fois, ils sont de densité variable en leurs différents points (fig. 5, D, C) ; quelques-uns s'allongent en forme de biscuit (fig. 5, C). Ces noyaux se divisent par simple fragmentation (fig. 5, E) et les cellules arrivent ainsi à renfermer deux et quelquefois trois noyaux, rarement davantage.

A côté de ces noyaux qui, à part l'irrégularité de leur forme générale, rappellent beaucoup les noyaux ordinaires, il en existe d'autres qui se comportent d'une façon différente avec les réactifs ; leur structure n'est pas réticulée ; la masse nucléaire est dense, d'apparence homogène, mais, en réalité, elle est formée de granules serrés les unes contre les autres ; on y trouve un ou plusieurs nucléoles (fig. 5, F, G) ; ces noyaux se fragmentent comme les premiers (fig. 5, G).

Nous ignorons la signification de ces sortes de noyaux : ils ne se trouvent pas dans toutes les sections ; nous nous bornerons à indiquer comment on peut les distinguer à l'aide des colorations usuelles.

Avec l'hématoxyline, la substance nucléaire et le nucléole prennent une faible teinte brune ; la coloration est beaucoup plus foncée dans les noyaux ordinaires.

Les doubles colorations sont plus instructives à cet égard.

Avec le carmin et le bleu de Löfler, les noyaux ordinaires ont leur nucléole coloré en rouge, et la chroma-

tine prend une teinte rouge violet ; les autres présentent une teinte verte générale ; elle est plus accentuée dans le nucléole.

Cette teinte verte est la même pour ces derniers noyaux, lorsqu'on remplace le carmin par l'hématoxyline ; les noyaux ordinaires sont colorés en bleu.

Lorsqu'on emploie la safranine et le violet de gentiane, les différences sont moins grandes ; le nucléole se colore en rouge et la chromatine en violet ; mais les colorations sont beaucoup plus intenses dans les noyaux ordinaires.

Ces deux sortes de noyaux peuvent exister dans la même cellule.



Fig. 6. — *Ophrys aranifera.* — Noyau avec long pédoncule encore engagé dans la pelote mycélienne (grossissement 400).

2° *Le noyau est engagé plus ou moins dans la pelote mycélienne.*

Cette position du noyau doit être sans doute attribuée principalement au fait qu'il occupe encore le centre de la cellule, lorsque celle-ci est envahie par les rameaux mycéliens (fig. 3) ; la gélification se produit quelquefois avant que ce noyau ait pu se dégager (fig. 2, P), mais il arrive également qu'il réussit à gagner l'extérieur (fig. 6, N).

Le noyau se révèle avec une plasticité, une aptitude aux transformations encore inconnues à ce degré, pensons-nous : nous le voyons présenter dans sa forme générale une ressemblance frappante avec un Rhizopode à protoplasma réticulé ; à la vérité, dans ce changement de

forme, une action mécanique joue un grand rôle ; il n'en est pas moins indispensable que le noyau puisse se plier à ces exigences.

Lorsqu'on se trouve en présence d'aspects semblables à ceux des figure 4 et figure 7, la pensée qui vient tout d'abord à l'esprit est que ces noyaux ont envoyé des prolongements, des sortes de pseudopodes à l'intérieur du pelo-

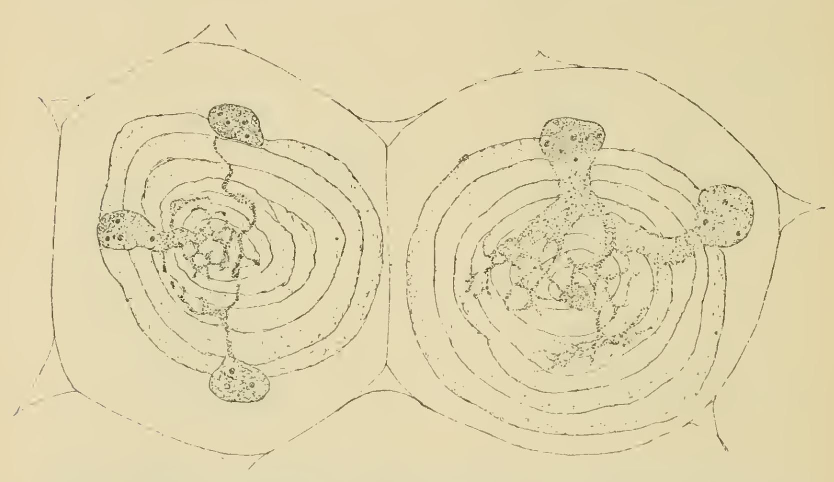


Fig. 7. — *Ophrys aranifera.* — Pelotes mycéliennes gélifiées ; noyaux superficiels se continuant par de nombreuses ramifications à l'intérieur de ces pelotes (grossissement 500).

ton mycélien gélifié ; en y réfléchissant, on envisage ces modifications d'une manière plus conforme à la réalité et plus naturelle. En effet, rappelons-nous qu'au début, le noyau se trouve au centre d'un buisson formé de filaments enchevêtrés ; il devient prisonnier : c'est alors qu'il cherche à gagner la surface en profitant des passages restés libres, en s'étirant dans les parties les plus étroites ; en même temps, il agit sur ces filaments qu'il contribue sans doute à transformer en substance gommeuse ; son action digestive, qui semble bien s'exercer réellement, lui permet de se réserver à l'intérieur du

peloton ces canaux irréguliers dans lesquels la substance nucléaire persiste tout en restant en communication directe avec la masse principale du noyau devenue extérieure ; dans cette lutte, le noyau, d'abord unique au centre du peloton, peut se fragmenter, et c'est ainsi que l'on observe fréquemment, à la surface de ces formations, deux ou trois noyaux qui restent unis par des trabécules communs (fig. 7).



Fig. 8. — *Ophrys aranifera*. — Formes singulières présentées par la substance nucléaire du noyau à l'intérieur des pelotes gelifiées (grossissement 250).

Dans ces noyaux, le nombre des nucléoles est souvent assez grand ; mais ce n'est pas absolument général. Ces noyaux réticulés se présentent sous les aspects les plus variés (fig. 8, A, B, C, D) : cela se comprend tout naturellement après les explications qui précèdent et qui indiquent la cause de ces transformations : on observe d'ailleurs tous les états intermédiaires entre ces noyaux réticulés et les noyaux superficiels plus ou moins étalés en nappes et souvent lobés.

CONCLUSIONS

Les résultats les plus importants de ce travail se rapportent :

A. Aux modifications du noyau de la cellule hospitalière sous l'influence du champignon.

B. A la présence de deux sortes de noyaux dans la région de la racine envahie par le parasite.

C. Aux divers phénomènes qui se succèdent dans les cellules hospitalières et qui permettent de mieux comprendre la symbiose dans les mycorhizes endotrophiques.

A

L'hypertrophie du noyau, les déformations ordinaires qui s'y produisent sous l'action d'un parasite de nature végétale ou animale, ou qui résultent de conditions physiques anormales sont, nous l'avons vu, assez connues.

Mais ce qui est plus intéressant encore, ce sont ces aspects vraiment extraordinaires qui rappellent tout à fait des Rhizopodes réticulés; nous ne connaissons personnellement qu'un exemple qui s'en rapproche, c'est celui des noyaux de l'endosperme du *Zea Mays*. Les noyaux rencontrés dans cet endosperme par Köppen (1) n'existent que dans les cellules renfermant de l'amidon.

Nous avons pu établir quelle est, dans les mycorhizes endotrophiques, la cause de ces déformations ultimes : nous avons vu le noyau, prisonnier au centre du buisson mycélien, cherchant à se dégager, profitant des moindres intervalles restés libres, s'y engageant pour gagner la surface, en prenant alors les formes les plus variées. Il y a là deux choses distinctes à considérer : d'une part,

(1) Köppen : *Ueber das Verhalten des Zellkernes im ruhenden Samen* (Inaug. Diss. von Leipzig, Iéna, 1887).

les conditions réalisées par le champignon, d'autre part, la grande plasticité de la substance nucléaire et son aptitude aux transformations ; le noyau n'agit pas autrement, dans la circonstance, qu'un animal renfermé dans une cage et qui essaye de profiter, pour en sortir, des ouvertures les plus étroites.

B

Nous avons rencontré plusieurs fois, dans les cellules de la région envahie par le parasite, deux sortes de noyaux; les uns sont des noyaux ordinaires à structure réticulée ; les autres ont une substance nucléaire finement ponctuée, sans vacuoles ; ils ressemblent à cet égard aux noyaux de l'épiderme de *Hyacinthus orientalis.*

N'ayant aucune explication à fournir au sujet de ces deux espèces de noyaux, nous n'avons pas à insister sur ce point : l'intérêt se trouve ailleurs.

Nous employons depuis plusieurs années dans notre Laboratoire une méthode de double coloration qui semble n'avoir jamais été signalée jusqu'ici : elle donne, dans beaucoup de cas, d'excellents résultats. La première coloration est obtenue au moyen du picro-carmin de Weigert ou l'hématoxyline, la seconde est fournie par le bleu de Löfler ; l'action de ce dernier ne doit durer que quelques secondes ; on lave rapidement ensuite à l'alcool absolu.

C'est au moyen de cette double coloration que nous avons distingué les propriétés particulières des deux espèces de noyaux de la racine d'orchidée ; dans les mêmes préparations, les uns conservent la couleur générale communiquée par le premier réactif, les autres prennent la teinte verte du second.

Il semble que cette méthode est appelée à rendre quelques services au moment où l'on s'occupe de classer

les noyaux en *erythrophiles* et *cyanophiles* ou encore en *baseophiles* et *acidophiles* (1).

C

Pour essayer de comprendre les phénomèmes de symbiose dans les mycorhizes endotrophiques, nous avons eu à nous occuper du parasite et de la cellule qui le contient.

Le champignon n'était connu ni dans sa structure intime, ni dans la façon exacte dont il se désorganise pour former les pelotes intracellulaires ; ses cellules sont plurinucléées ; les filaments s'hypertrophient dans la cellule hospitalière ; la mort survient ; les noyaux disparaissent ; le protoplasma des hyphes se transforme en une substance inerte, homogène, jaunâtre qui prend part, ainsi que la membrane, à la gélification totale.

On peut comprendre, de la manière suivante, les divers états par lesquels passe le champignon, avec les changements corrélatifs qui se produisent dans la cellule.

1° Le champignon pénètre dans les cellules de la racine : il y trouve d'abord des conditions très favorables à son développement : il se nourrit du protoplasma de la cellule hospitalière et peut-être aussi, dans une certaine mesure, de substances qui lui sont transmises par le mycélium resté extérieur. La cellule ne souffre pas trop d'abord de la présence du parasite ; elle redouble d'activité, ce qui amène une hypertrophie de sa cavité et du noyau qu'elle renferme.

2° A ce travail exagéré, le protoplasma s'épuise ; les sécrétions nucléaires, neutralisées jusqu'ici par le protoplasma et le jeu régulier des fonctions vitales, agissent défavorablement sur le champignon ; aussi, ce dernier,

(1) Voir Zimmermann : *Die Morphol. und Physiolo. des pflanzlichen Zellkernes*, p. 22-23.

non seulement cesse de végéter, mais il meurt rapidement et se désorganise.

3° Dans cette lutte, c'est le noyau de la cellule qui se trouve le moins éprouvé ; sans doute, il s'est hypertrophié, fragmenté ; mais il a su se soustraire à l'étreinte des filaments mycéliens du parasite ; il reste vivant malgré les déformations qu'il a subies et il n'est pas téméraire de penser qu'il peut encore utiliser la substance inerte fournie par la désorganisation du champignon.

DU ROLE DE L'HISTOLOGIE

DANS LA CLASSIFICATION DES SPORES

CHEZ LES CHAMPIGNONS

Par P.-A. DANGEARD

Les champignons possèdent des appareils reproducteurs si nombreux et si variés que la classification des diverses espèces de spores est devenue très difficile.

Déjà, cependant, la découverte, dans les champignons supérieurs, de spores ayant une origine sexuelle, est venue apporter à cette classification une simplification notable : elle a surtout permis d'établir, d'une famille à l'autre, des homologies indiscutables entre ces corps reproducteurs.

Il n'en est pas de même des spores asexuées : parmi ces dernières, la confusion, à l'heure actuelle, est encore très grande, dans l'emploi des termes et la valeur qu'on leur attribue.

Nous avions recueilli des matériaux en vue de comparer la formation des spores asexuées à celle des spores sexuées, qui a été exposée par nous dans des mémoires antérieurs ; il nous est arrivé de faire ainsi des constatations qui ne sont pas dépourvues d'intérêt: nous indique-

rons en quelques mots des aperçus nouveaux qui ne demanderaient qu'à être généralisés, étendus, complétés.

Prenons comme exemple l'une des espèces les plus communes, le *Penicillium crustaceum* Fries.

Lorsqu'on examine le filament principal qui porte l'appareil conidien, on constate que le nombre des noyaux qui est assez élevé dans les articles du thalle et dans ce filament, se réduit dans les rameaux fructifères à l'unité : les cellules des branches qui forment le pinceau, n'ont qu'un noyau ; ces branches sont terminées par des cellules-mères supportant chacune un long chapelet de conidies ; à l'intérieur de cette cellule-mère se trouve un noyau qui est en état de continuelle division : cette division semble se faire suivant le mode indirect ; il est impossible de se prononcer sur le nombre des chromosomes. A chaque division, un des nouveaux noyaux s'engage dans une nouvelle conidie formée par bourgeonnement.

Ainsi donc, toutes les conidies qui forment un chapelet, proviennent de cette cellule-mère; leurs noyaux tirent tous leur origine du noyau unique de cette même cellule.

Il en est de même, nous l'avons vu, dans la formation des conidies du *Sphærotheca Castagnei*, et ici, c'est bien sûrement par mitose que se divise le noyau de la cellule-mère ; la seule différence consiste en ce que, dans le *Sphærotheca Castagnei* les conidies ne prennent point naissance par bourgeonnement, mais par formation d'une cloison qui sépare la cellule-mère en deux.

On peut donc essayer de distinguer les *conidies*, définies d'après les données qui précèdent, en :

a. Conidies provenant d'un bourgeonnement de la cellule-mère. Ce sont les plus nombreuses: on les rencontre dans les *Aspergillus*, le *Trichoderma lignorum* et beaucoup de mucédinées, dans les spermogonies des Urédinées, chez les *Sacharomyces ;*

b. Conidies provenant de la division de la cellule-mère. On peut choisir comme type le *Sphærotheca Castagnei*.

La conidie, par son origine et par sa structure, est bien la spore asexuée dans toute l'acception du mot.

Revenons maintenant au *Penicillium crustaceum ;* nous en avions fait de nombreuses cultures en vue d'obtenir des périthèces : dans plusieurs de ces cultures, nous avons obtenu la forme *Coremium ;* en général, on n'y accorde aucune attention; on se borne à y voir une simple agrégation de nombreux appareils conidiens ordinaires.

L'étude histologique de cette forme *Coremium* m'a conduit à une autre conclusion ; à la vérité, les filaments fructifères, réunis en nombre plus ou moins grand, portent bien des chapelets de spores ; mais ces spores ont une origine très différente de celle des conidies ; elles ne sont point produites par une cellule-mère : elles proviennent de la séparation en articles des branches fructifères plurinucléées ; c'est un simple phénomène de fragmentation analogue à celui qui se produit à un si haut degré dans l'*Oïdium lactis ;* chaque article renferme de trois à cinq noyaux et il s'entoure d'une paroi épaisse.

Il y a donc lieu de ne pas confondre ces spores avec des conidies ; on pourrait les désigner sous le nom d'oïdies.

Les oïdies sont des éléments reproducteurs résultant de la fragmentation d'un filament mycélien, sans le concours *nécessaire* d'une division de noyaux : ils proviennent également de l'individualisation de certains articles du thalle qui épaississent leur membrane et accumulent des réserves ; ces oïdies, en général, ont de deux à cinq noyaux environ.

Les oïdies enkystées sont des chlamydospores (*Nyctalis*).

Parmi les nombreux appareils de fructification décrits par Brefeld dans les Ascomycètes et les Basidiomy-

cètes (1), il y en a qui donnent naissance à des conidies et d'autres qui produisent des oïdies ; les cas extrêmes se reconnaissent facilement ; certains autres ne pourront être distingués que par une étude histologique spéciale.

Quant aux urédospores et écidiospores dont M. Sappin-Trouffy a indiqué le mode exact de formation (2), il y aurait lieu, selon nous, de les considérer comme des conidies ; en effet, elles sont produites par une cellule-mère, et leurs noyaux proviennent, par division indirecte, des deux noyaux de cette cellule mère ; seulement, elles ne sont pas simples, puisqu'elles subissent des modifications ultérieures consistant, pour l'écidiospore, en la séparation d'une cellule stérile, et pour l'urédospore, d'un pédicelle plus ou moins long ; ce sont des conidies composées.

Tout fait prévoir qu'il y aura lieu également de distinguer des oïdies composées.

Il est évident que les conidies sont des spores asexuelles au même titre que les spores des Muscinées et des Fougères : comme ces dernières, elles sont produites par des cellules-mères ; d'autre part, les oïdies nous rappellent davantage les bubilles, les propagules, les boutures, marcottes, etc.

Nous n'avons pas l'intention, bien entendu, de faire ici quelque chose de définitif ; nous semons une idée ; elle nous paraît bonne ; attendons la récolte pour juger de sa qualité.

(1) Brefeld : *Untersuchungen aus dem Gesammt gebiete der Mykologie*, VII, VIII, IX Heft.

(2) Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (Le Botaniste, 2-5 fascicules, 1896.)

SUR LA PRODUCTION ACCIDENTELLE

D'UNE MATIÈRE COLORANTE ROUGE

DANS UNE CULTURE DE *Mucor racemosus*

Ce n'est pas la première fois que l'on observe une coloration accidentelle se produisant chez des champignons naturellement incolores ; Frésenius a remarqué le fait pour des moisissures se développant dans des cultures de *Micrococcus prodigiosus;* de Bary a observé le même phénomène pour des *Eurotium* et un *Mucor* qui vivaient sur des fruits rouges, pour le *Phytophthora infestans*, parasite sur des pommes de terre rouges ou bleues.

On est cependant très incomplètement fixé sur les conditions mêmes dans lesquelles se produit cette coloration : ainsi, de Bary ignore si la matière colorante se trouve dans le protoplasma ou dans le suc cellulaire, ou dans les deux à la fois: il ne sait pas davantage si cette substance est contenue dans le champignon encore vivant ou seulement dans les cellules qui sont mortes du fait même de la préparation (1).

C'est uniquement à titre documentaire que nous rapportons ici une observation que nous avons faite sur ce

(1) A. de Bary, *Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze*, p. 15.

sujet dans notre laboratoire et sans y accorder d'autre importance.

Nous avions établi un certain nombre de cultures du *Mucor racemosus* afin d'assister à la formation des chlamydospores dans le liquide même des cultures : celle qui a montré une belle couleur rouge sang renfermait une solution sucrée de bouillon de bœuf : les spores avaient été prélevées sur une culture de *Mucor* dans le lait ; il s'était produit très vite un grand nombre de chlamydospores et, au bout de quelque temps, nous étions surpris de voir une large tache rouge envahir le mycélium, alors que le liquide restait incolore.

Le contenu des filaments colorés en rouge s'est montré sous deux aspects différents : 1° le plus souvent, les filaments renfermaient seulement de nombreux globules d'apparence oléagineuse et de dimensions excessivement variables ; ils étaient colorés en rouge partiellement ou totalement ; d'autres globules de même nature restaient incolores : 2° les filaments renfermaient une masse de couleur rouge ; lorsqu'on examinait cette masse attentivement, il semblait qu'elle fût composée d'une quantité considérable de filaments colorés, irrégulièrement entrelacés et de longueur variable ; on aurait pu prendre cela pour des Bacilles ; les notes que nous avons conservées, indiquent que cette apparence est due au protoplasme lui-même.

La matière colorante est insoluble dans l'eau et dans l'alcool.

Le contenu oléagineux des chlamydospores qui se trouvaient dans cette même culture, n'était coloré en rouge que dans un certain nombre : les autres restaient incolores.

A noter comme coïncidence le fait que cette coloration rouge s'est produite dans le *Mucor* au moment où le *Penicillium* commençait à se montrer à la surface de la culture.

A PROPOS D'UN MÉMOIRE DE G. MASSÉE

INTITULÉ

« *A MONOGRAPH OF THE GEOGLOSSEAE* »

Au moment où ce fascicule du *Botaniste* est sous presse, nous recevons le n° XLII des *Annals of Botany ;* nous y trouvons un intéressant travail de G. Massée : *A Monograph of the Geoglosseae.* Ce savant confirme l'exactitude de nos observations en ce qui concerne le mode de naissance de l'asque dans le groupe des Ascomycètes ; il a cru reconnaître, d'autre part, que les cystides du *Coprinus atramentarius* ainsi que les longs poils qui couvrent l'extérieur du périthèce dans les *Ascocobus*, *Lachnea*, etc., se forment comme les asques. D'où il conclut que « the coalescence of the apical cells of two distinct hyphae does not prove, in all cases, that these hyphae are gametes, in the usual sense in which that term in employed. Secondly, that the coalescence of two cells, the mixing of their protoplasm, and the fusion of their nuclei, does not necessarily constitute an oospore ; and that under certain conditions, where these two conditions are fulfilled, a purely vegetative structure is produced as the result of such conjugation ; consequently, there is no evidence to prove that the conditions descri-

bed by Dangeard as constituting a sexual act in the formation of the asci in the Ascomycètes are such in reality ».

Il sera du plus haut intérêt de vérifier les faits annoncés par G. Massée ; toutefois, nous dirons qu'alors même qu'ils seraient reconnus exacts, ils n'en laisseraient pas moins intacte et entière la conclusion qui termine notre second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes : « *Dans les champignons il existe, comme chez les autres organismes, plantes ou animaux, des embryons possédant un noyau double à leur berceau; partout ailleurs, on dit que de tels embryons sont d'origine sexuelle; pourquoi leur refuserait-on ce caractère chez les champignons?* »

Est-il besoin de dire que les cystides ou les poils ne rentrent pas dans cette définition générale s'appliquant à l'ensemble du règne végétal et du règne animal ?

Aucun cas d'anastomose, de mélange de protoplasmes, de fusions de noyaux, *en dehors de la reproduction sexuelle*, ne peut être compris dans la définition qui précède ; c'est ce qui fait la force de nos idées ; le jour où on voudrait les abandonner, il faudrait par là même renoncer à ce que nous considérons tous comme le critérium de la sexualité.

Remarque. — Monsieur Brunotte, agrégé d'histoire naturelle à l'Ecole supérieure de pharmacie de Nancy, a bien voulu nous écrire à propos d'une note parue dans *le Botaniste*, 4e série, 1894, et concernant une anomalie de la fleur du *Tulipa sylvestris ;* il nous signale deux travaux qu'il a publiés lui-même sur les Tulipes tétramères, l'un dans le *Malpighia* vol. VI, 1892, l'autre dans *la Feuille des jeunes naturalistes*, 1892 ; nous nous empressons de les indiquer à ceux que la littérature parue sur ce sujet pourrait intéresser.

TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS LA CINQUIÈME SÉRIE DU « *BOTANISTE* »

POITIERS. — SOC. FRANÇ. D'IMP. ET DE LIB. (OUDIN ET Cie)